

SÉRIE A. N° 248

N° D'ORDRE
875

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Émile G. RACOVITZA

1^o THÈSE. — Le lobe céphalique et l'encéphale
des Annélides Polychètes [Anatomie, Mor-
phologie, Histologie].

2^o THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 2 Mars 1896, devant la Commission d'examen.

MM. DE LACAZE-DUTHIERS, *Président.*

BONNIER

MUNIER-CHALMAS

} *Examineurs.*

PARIS

G. STEINHEIL, ÉDITEUR

2, RUE CASIMIR-DELAVIGNE, 2

1896

SÉRIE A. N° 248

N° D'ORDRE
875

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

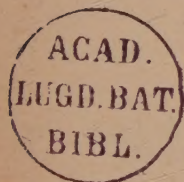
PAR

Émile G. RACOVITZA

1^o THÈSE. — Le lobe céphalique et l'encéphale
des Annélides Polychètes [Anatomie, Mor-
phologie, Histologie].

2^o THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 2 Mars 1896, devant la Commission d'examen.



MM. DE LACAZE-DUTHIERS, *Président.*

BONNIER

MUNIER-CHALMAS

Examineurs.

PARIS

G. STEINHEIL, ÉDITEUR

2, RUE CASIMIR-DELAVIGNE, 2

1896

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	DARBOUX, <i>professeur</i> ..	Géométrie supérieure.
	DE LACAZE-DUTHIERS..	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	HERMITE.....	Algèbre supérieure.
	TROOST.....	Chimie.
	FRIEDEL.....	Chimie organique
	TISSERAND.....	Astronomie.
	LIPPMANN.....	Physique.
	HAUTEFEUILLE.....	Minéralogie.
	BOUTY.....	Physique.
	APPELL.....	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX.....	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.....	Mécanique physique et expérimentale.
<i>Professeurs</i>	PICARD.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.....	Calcul des probabilités. Physique mathématique.
	YVES DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	DITTE.....	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS....	Géologie.
	GIARD.....	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF.....	Astronomie.
	CHATIN.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
<i>Professeurs adjoints</i> ..	JOLY.....	Chimie.
	PELLAT.....	Physique.
	KENIGS.....	Cinématique.
	PAINLEVÉ.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
<i>Secrétaire</i>	FOUSSEREAU.	

A MON MAÎTRE

M. H. DE LACAZE-DUTHIERS

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
Fondateur des stations zoologiques de Roscoff et de Banyuls
Commandeur de la Légion d'honneur

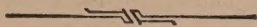
Hommage de profonde gratitude.

LE LOBE CÉPHALIQUE

ET

L'ENCÉPHALE ⁽¹⁾ DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

(ANATOMIE, MORPHOLOGIE, HISTOLOGIE)



INTRODUCTION

L'ordre des Polychètes comprend des Annélides très différents au point de vue de la forme, et cette variabilité se manifeste surtout à l'extrémité antérieure du corps. On peut dire que chaque genre présente une conformation particulière du lobe céphalique, un nombre et une disposition spéciale d'organes sensitifs, un aspect et une constitution du cerveau qui lui est propre. Pour le naturaliste qui s'adonne à l'étude de ces animaux, la morphologie du lobe céphalique se dresse

(1) On emploie généralement pour désigner la masse nerveuse sus-œsophagienne des Polychètes les mots *ganglion cérébroïde*. Ce terme est impropre, car ganglion exprime l'idée d'une unité et cette masse nerveuse sus-œsophagienne est un complexe. Il a paru préférable de réserver le mot ganglion pour les masses nerveuses simples dépendant des organes sensitifs spécialisés. Il ne restait donc (à moins de créer un mot nouveau ou d'employer des périphrases) que les expressions : *Cerveau* et *Encéphale*. L'emploi des deux pourra paraître déplacé, d'autant plus que cela n'implique nullement dans l'idée de l'auteur une homologie *complète* avec les organes désignés sous ces mots chez les vertébrés. Faute de mieux, ces termes ont été employés dans ce travail dans le sens suivant : *l'encéphale* est la masse nerveuse complexe située dans le lobe céphalique et formée par trois *cerveaux* dont certaines parties peuvent se spécialiser pour former des *ganglions*.

comme un gros point d'interrogation qu'il importe surtout de résoudre.

On ne peut pas arriver à une solution en parcourant les nombreux mémoires qui traitent ce sujet, car les avis les plus contradictoires ont été soutenus par les zoologues les plus éminents. Les questions primordiales sont résolues de manières complètement différentes, et pour n'en citer qu'un exemple, il y a autant d'opinions que d'auteurs sur la valeur morphologique du lobe céphalique comparé aux segments du corps et aux différentes parties de la larve trochophore. Il est absolument nécessaire de reprendre ces études pour son propre compte pour arriver à une conception personnelle.

Le présent mémoire a justement pour but d'exposer les recherches faites en vue d'acquérir une opinion personnelle sur le lobe céphalique et l'encéphale des Polychètes ; ce sera donc aussi bien un apport de matériaux nouveaux pouvant fournir quelques lumières dans la discussion de ce sujet, qu'une revision critique des opinions soutenues par les auteurs antérieurs. Les résultats de cette enquête ont servi à établir une nomenclature morphologique des différents organes du lobe céphalique, et ont servi de base à quelques essais d'explication de leur structure. Cela permettra peut-être de mieux *comprendre* cette partie si compliquée du corps des Polychètes.

Il est nécessaire d'expliquer quel est le sens donné au mot *comprendre* en l'employant d'une manière non usitée dans le langage courant.

Comprendre un tissu, un organe, un animal, c'est le ramener à une unité d'ordre plus primitif, ce qui permet de comparer ce tissu, cet organe, cet animal à d'autres tissus, organes, animaux, analogues ramenés à la même unité. Pour *comprendre* un organe, il ne suffit pas de connaître son anatomie et même son développement, il faut le ramener à un organe plus primitif qui puisse donner la clé du *comment* de son organisation.

Des exemples feront mieux saisir cette idée. Pour *comprendre* le parapode si varié dans sa forme chez les différents Polychètes, il ne suffit pas de connaître son anatomie et son organisation dans les diffé-

rentes familles ; il faut pouvoir ramener tous les parapodes à la forme initiale, le parapode biramé, dont les modifications ont produit tous les autres. A son tour, le parapode biramé n'est *compris* que lorsqu'on a pu le ramener à un complexe d'organes sensitifs et d'organes sétigères. De même ces deux sortes d'organes ne sont *compris*, que lorsqu'on a pu les réduire à un organe plus simple, plus primitif, la paroi épidermique, et lorsque au point de vue histologique on a pu réduire les cellules sétigères et sensitives aux cellules épidermiques non spécialisées.

La même chose peut se dire pour l'encéphale et les organes des sens. La connaissance de l'anatomie et du développement de ces organes chez les différentes espèces de Polychètes ne suffit pas pour arriver à les *comprendre*, si on ne les ramène pas aux trois régions sensitivo-nerveuses décrites dans ce mémoire. Ces régions sensitivo-nerveuses ne pourront être *comprises* que lorsqu'elles auront été réduites à l'organe dont elles dérivent, la paroi épidermique, ce qui permettra de réduire la masse cérébrale et les cellules sensitives aux cellules non spécialisées de l'épiderme.

La même chose doit être faite pour les autres systèmes organiques, et le Polychète en tant que type morphologique ne pourra être *compris* que lorsque tous les organes auront été ramenés à leur ébauche primitive. Par ce fait même les Polychètes pourront être ramenés à leur souche et les différentes espèces, genres, familles, pourront être rapprochés et ordonnés suivant leur lien génétique.

Ce sont ces idées qui m'ont servi de guide dans cette étude du lobe céphalique et de l'encéphale. Naturellement, les résultats sont loin de répondre au programme, mais je serai heureux si les quelques faits décrits dans ce travail et les quelques interprétations proposées pouvaient aider, en quoi que ce soit, à faire *comprendre* les Polychètes.

Les résultats exposés plus loin sont déduits de l'étude de plus de familles qu'il n'en est fait mention dans ce travail ; mais comme on a voulu éviter les redites et les descriptions trop longues, on s'est borné à quatre familles très différentes, prises comme exemples suffisants

pour servir de base aux conclusions générales. Les familles des *Amphinomiens*, des *Palmyriens* et des *Maldaniens* ont été choisies parce qu'elles étaient complètement inconnues au point de vue anatomique; par contre, les *Lycoridiens* avaient déjà été étudiés au point de vue de l'encéphale; mais, étant donné que les résultats obtenus par les auteurs antérieurs paraissaient contredire l'opinion soutenue dans ce mémoire, il a paru nécessaire de montrer que l'encéphale dans cette famille, rentre aussi dans le type général, manifeste chez les autres Polychètes.

Les matériaux utilisés pour la présente étude ont été récoltés à Banyuls (Méditerranée) et à Roscoff (Atlantique), localités si riches en Polychètes. J'en ai eu toujours en grande abondance, grâce à l'admirable installation des deux laboratoires fondés par M. de Lacaze-Duthiers dans ces deux endroits. La large hospitalité qu'on m'a offerte dans ces deux stations maritimes et la bienveillance avec laquelle on a accueilli et satisfait tous mes désirs m'ont beaucoup facilité ma tâche. Je saisis donc avec empressement l'occasion qui m'est offerte d'exprimer mes respectueux sentiments de gratitude à mon maître, M. de Lacaze-Duthiers, et je reste encore lui devoir de vifs remerciements pour les conseils dont il a toujours été prodigue envers moi, et pour la peine qu'il s'est donnée pour me guider dans la difficile science zoologique. Je tiens aussi à remercier M. le professeur Delage des conversations suggestives qu'il a bien voulu avoir avec moi sur les sujets de mes travaux, et mon maître et ami M. le professeur Pruvot qui m'a poussé vers l'étude des Polychètes et qui m'a appris à les connaître en me prenant comme collaborateur des « Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls ».

Il est nécessaire d'exposer en quelques mots le plan suivi dans ce travail. Le résultat des recherches originales et bibliographiques a été d'abord une nomenclature morphologique des différentes parties du lobe céphalique. Il y avait deux manières de présenter cette étude : on pouvait commencer par exposer l'anatomie et l'histologie du lobe céphalique des Polychètes choisis comme exemples en se servant des

termes usuels ou de périphrases et ne donner la nomenclature nouvelle qu'à la fin. Le lecteur aurait eu ainsi l'impression que cette nomenclature est déduite des faits exposés, ce qui indiquerait la vraie manière dont elle est née dans l'esprit de l'auteur. Mais cela présente aussi l'inconvénient d'allonger forcément la description et de nécessiter une seconde lecture pour faire concorder les anciens noms et les périphrases, aux noms nouveaux.

Il y a une autre méthode qui consiste à exposer d'abord la nomenclature adoptée et l'appliquer ensuite, du premier coup, à la description anatomique et histologique qui a servi à l'établir. Cette méthode présente l'inconvénient, tout personnel à l'auteur du reste, de faire croire (à tort dans le cas actuel) que cette nomenclature a été établie *a priori*, qu'on a cherché, en d'autres termes, à faire entrer les faits dans la théorie, et non d'extraire la théorie des faits. C'est cependant cette seconde méthode qui a été adoptée dans ce travail, parce qu'elle permet un exposé plus court et plus clair.

Le *premier chapitre* sera donc consacré à la morphologie du lobe céphalique. On a essayé de délimiter cette région du corps, de fixer sa valeur morphologique, ses rapports avec la Trochophore et d'établir la morphologie de son contenu, l'encéphale. Ce chapitre se termine par un résumé qui expose l'ensemble de la morphologie du Polychète et spécialement de son lobe céphalique, et établit en même temps une nomenclature rationnelle de ses différentes parties.

Le *second chapitre* est consacré à l'anatomie et à la morphologie du lobe céphalique des quatre familles prises comme exemples, et la nomenclature nouvelle y est appliquée intégralement. Chaque famille est successivement passée en revue et la morphologie spéciale pour chacune d'elles est exposée avec les conséquences systématiques qui ressortent de cette étude.

Dans un *troisième chapitre* est traitée une question connexe, celle de l'organe nuchal. Il y est démontré que cet organe est typique chez les Polychètes et qu'il se trouve représenté chez beaucoup plus de familles qu'on ne l'avait cru jusqu'à présent.

Avec ce chapitre finit la partie anatomique du mémoire et commence la partie histologique. Comme on le verra, le lobe céphalique présente, au point de vue des organes de relation, trois régions de même valeur morphologique quoique d'aspect très différent ; comme il fallait se limiter, une seulement de ces régions a été choisie pour l'étude histologique fine, les résultats généraux obtenus pouvant s'appliquer aussi aux deux autres.

Le *quatrième chapitre* traitera donc de la structure histologique de la région nucale, chez trois des familles étudiées dans la partie anatomique. La région nucale a été choisie de préférence aux autres, d'abord parce qu'elle est moins connue, et ensuite parce qu'elle est moins compliquée.

Le *cinquième et dernier chapitre* sera en quelque sorte la mise en valeur des résultats obtenus dans la partie histologique du mémoire et contiendra aussi la bibliographie générale de cette partie. Les conclusions y sont disposées sous forme de propositions découlant l'une de l'autre et précédées chacune d'une sommaire justification, avec renvois aux descriptions détaillées contenues dans les autres chapitres ou aux notes bibliographiques placées au bas de la page. La démonstration commencera par des faits tout à fait généraux et superficiels pour pénétrer de plus en plus profondément dans la morphologie et l'histologie de l'encéphale et des organes sensitifs. La conclusion finale sera atteinte quand le complexe formé par ces organes sera réduit à la paroi épidermique. On partira donc du composé pour arriver au simple.

Le système nerveux stomato-gastrique, les éléments nerveux moteurs et les connectifs ont été entièrement laissés de côté dans ce travail. Ces différentes parties du système nerveux méritent une étude spéciale, que, pour le moment, il ne m'a pas été loisible d'entreprendre.

La bibliographie du sujet a été traitée de différentes manières dans les divers chapitres. Cette manière de procéder se justifie par des

raisons pratiques faciles à constater. Le renvoi aux mémoires contenus dans l'Index est fait suivant les règles adoptées par plusieurs congrès scientifiques au moyen des deux derniers chiffres de l'année de l'apparition du mémoire.

Les méthodes histologiques employées étant toutes classiques, il n'y a pas lieu de les décrire en détail, elles ont été simplement indiquées à propos de chaque figure dans l'explication des planches.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE DU LOBE CÉPHALIQUE DES POLYCHÈTES

Le corps des Polychètes est formé par trois régions : le lobe céphalique (tête), le soma (corps, série de segments), et le pygidium (périprocte, telson, segment anal). Tous les auteurs ont admis ces trois divisions, mais ils sont loin d'être d'accord sur leur valeur morphologique et sur leur extension. Les opinions les plus diverses ont été soutenues et l'on peut dire, sans mériter le reproche d'exagération, qu'il n'y a pas deux naturalistes qui professent la même manière de voir à ce sujet.

Il est indispensable cependant, pour l'intelligence de ce mémoire, d'arriver à des conclusions positives. Comment en effet établir la morphologie de l'encéphale, si l'on est pas fixé sur les limites et la valeur du lobe céphalique qui le contient ? Et en même temps, comment ne pas tirer de l'étude du système nerveux de l'extrémité antérieure les conclusions qui pourraient jeter quelque lumière sur la morphologie céphalique ? Ces considérations m'ont paru suffisantes pour justifier dans ce travail la présence du premier chapitre qui, à l'exception de quelques faits originaux, ne contient que l'exposé et la critique des théories de mes devanciers. Tout ce qui pouvait être imaginé sur la valeur du lobe céphalique a été dit ; on ne trouvera donc rien ici de tout à fait nouveau. Je me suis borné simplement à faire un choix parmi les différentes opinions, de manière à présenter une doctrine complète que j'adopte comme mienne et qui servira de base aux développements ultérieurs.

L'exécution de ce plan présente cependant de grandes difficultés bibliographiques. L'opinion de certains auteurs sur la valeur du lobe céphalique découle à priori de la théorie des colonies animales ;

d'autres font valoir leur conception du lobe céphalique pour ou contre cette théorie. Il n'y a donc pas moyen de séparer les deux questions, et pourtant il ne m'est pas possible de traiter ici une question aussi vaste. Et ce n'est pas tout. Les Oligochètes, Hirudinés, Articulés en général et même les Vertébrés sont des animaux segmentés. Pour tous c'est poser la question de la valeur morphologique de la tête et la question de l'origine de la segmentation (colonies animales, etc.), ce qui a donné lieu à nombre de travaux. Il a donc fallu se décider à faire un choix parmi les mémoires à citer et voici le critérium qui m'a servi à cet effet.

1° Presque tous les naturalistes admettent que les Polychètes (dans le sens le plus large) sont la souche des Oligochètes, Hirudinés, Articulés et même des Vertébrés. Il faut donc chercher la solution à nos questions chez les Polychètes et non pas dans les autres groupes, très modifiés et spécialisés dans des directions diverses. J'ai élagué donc, du premier coup, les travaux ayant trait à ces derniers.

2° L'objectif principal du travail étant la valeur morphologique du lobe céphalique, les conclusions qu'on pourra tirer de cette étude pour ou contre les théories de l'origine du métamérisme ne sont que secondaires. Parmi les travaux sur les Polychètes, ne seront donc examinés que ceux qui ont aussi cet objectif et qui exposent le résultat de travaux spéciaux sur ces animaux. Seront par contre négligés les travaux purement théoriques qui ne se servent des Polychètes que comme exemple.

Le problème ainsi limité est plus abordable et les conclusions ne perdront rien de leur généralité, car toutes les théories de quelque valeur qu'on a pu professer sur les animaux segmentés sont, si je ne me trompe, représentées dans les travaux sur les Polychètes qui seront examinés plus bas.

Ces travaux sont encore assez nombreux et les opinions qui y sont exprimées sont extrêmement variées. On distingue cependant, chez la plupart des auteurs, deux idées dominantes, idées à priori qui ont amené les plus grandes confusions. 1° L'idée que les segments sont des individus : le métamérisme est alors l'expression d'une colonie. 2° L'idée

que la bouche se trouve dans la tête, ce qui n'est que la suite logique de la première proposition. Si, en effet, la tête est un individu comme les autres segments, elle doit être pourvue d'une bouche. Il est curieux de voir que même les auteurs qui n'admettent pas la *colonie animale* comme origine du métamérisme sont encore inconsciemment dominés par cette opinion que rien ne justifie.

Les opinions ne seront pas exposées par ordre de date, mais seront classées en deux paragraphes correspondant aux deux buts qu'on s'est proposé. Le premier étudiera la valeur du lobe céphalique chez l'adulte ; le second, les rapports du lobe céphalique avec la trochophore (1). L'opinion de chaque auteur sera résumée d'abord entièrement, puis la critique suivra placée entre crochets. Dans un troisième paragraphe sera établie la morphologie du cerveau, à l'aide des travaux de mes devanciers, et des résultats obtenus dans la partie spéciale de ce travail (Chap. II). Enfin dans un dernier paragraphe seront résumés les faits acquis en un exposé complet de la morphologie céphalique telle que je l'entends.

§ 1. — LE LOBE CÉPHALIQUE ET LES SEGMENTS SOMATIQUES

Deux catégories seront établies parmi les auteurs dont les mémoires seront analysés dans ce paragraphe.

La première comprendra ceux qui admettent que le lobe céphalique est l'homologue d'un segment somatique, et par conséquence ceux qui admettent explicitement ou implicitement la théorie des colonies animales ; la seconde comprendra les auteurs qui n'admettent pas cette homologie, ce qui implique la négation de la théorie en question.

1° *Le lobe céphalique est l'homologue des segments somatiques.*

PRUVOT (85, p. 122-123) est amené, dans son travail sur le sys-

(1) *Trochosphaera aequatorialis* Semper étant une espèce de Rotifère, Hatschek a cru préférable de créer un nouveau nom, *Trochophora* pour la forme larvaire des Polychètes. Cela paraît rationnel ; aussi le terme a-t-il été adopté dans ce mémoire.

tème nerveux des Polychètes, à considérer le lobe céphalique comme formé par trois segments homologues aux segments somatiques, ayant chacun un centre nerveux correspondant aux ganglions de la chaîne ventrale. Ces segments sont :

- 1° Le segment stomato-gastrique ;
- 2° Le segment antennaire antérieur ;
- 3° Le segment antennaire postérieur.

Chacun de ces segments est, en outre, pourvu d'appendices sensitifs spéciaux homologues des cirrhes parapodiaux des segments somatiques.

[Cette opinion a été combattue par Viguiet et Malaquin (v. plus bas), qui ont démontré l'unité de la tête. Du reste, comme l'auteur est revenu sur son opinion, je n'insisterai pas].

VIGUIET (86, p. 355-374) considère le lobe céphalique comme l'homologue d'un seul segment somatique qui aurait perdu son appareil parapodial et auquel seraient venus s'ajouter postérieurement le cerveau et les organes des sens spéciaux à la tête.

La bouche ferait partie de la tête, et ce n'est que postérieurement qu'elle arriverait en contact avec le bord antérieur du segment buccal ; ce dernier ne mérite donc pas ce nom et doit être considéré comme le premier des segments du corps et rien autre. Les segments sont le produit de l'accroissement du pygidium qui est bourgeonné par la Trochophore se transformant directement en tête de l'Annélide adulte.

La preuve de la validité de la théorie est demandée au développement de la tête chez les stolons des Syllidiens :

« Dans le cas de reproduction scissipare, comme celui qui a
« été représenté par Ehlers pour la *Syllis Fiumensis* on voit fort
« nettement un des anneaux de l'animal primitif se transformer
« en tête de l'individu secondaire et constituer à lui seul toute
« cette tête. Le processus consiste uniquement dans le dévelop-
« pement d'yeux et d'antennes sur l'anneau qui se transforme. A
« ces différents organes sensoriels correspondent des masses
« nerveuses qui se développent d'une façon corrélative, et qui plus

« tard se mettent en relation avec la chaîne ventrale ». Plus loin l'auteur renvoie à des descriptions et figures qui montrent la tête des stolons de différents Syllidiens formée par un segment pourvu en même temps de parapodes et d'yeux ; aussi dit-il, « ainsi donc on « ne saurait conserver un doute à cet égard, le segment qui porte « les yeux et les antennes est bien réellement un anneau simple. Je l'appellerai anneau céphalique, car il constitue à lui seul « toute la tête ». La différence entre le système nerveux céphalique et somatique n'a pas d'importance ; du reste, le système nerveux ne peut servir beaucoup dans les questions morphologiques puisque partout où il y a des organes des sens, il y a un développement corrélatif des masses nerveuses. « La tête, le fondateur de la colonie « (comme dirait E. Perrier), qui reste aussi normalement l'individu « directeur, n'est pas nécessairement constituée tout à fait sur le « même plan que les individus secondaires ; et la même remarque « s'applique aussi au pygidium, à qui est dévolu le rôle de bourgeonner successivement tous les anneaux de la chaîne. L'un comme « l'autre, la tête surtout, bien qu'ayant la signification d'anneaux « simples doivent à leur position aux deux extrémités une certaine « indépendance ; on peut dire une certaine initiative. »

[Il n'est pas nécessaire d'insister longuement sur l'inexactitude de la théorie de Viguiier, car elle repose sur des erreurs d'observation. Il n'est pas exact, en effet, que le lobe céphalique des stolons de Syllidiens provient de la transformation directe d'un segment sétigère. Comme l'ont montré Langerhans (79) et d'autres auteurs cette partie est *bourgeonnée* par le segment sétigère qui conserve dans le stolon son *individualité* complète. Ce processus appartient à la catégorie des phénomènes de régénération, comme l'a montré Pruvot (91) et ne peut, en aucune façon, être invoqué à l'appui de cette théorie. Comme Viguiier admet la théorie de la colonie animale, il n'est pas étonnant qu'il ait mal interprété la Trochophore. Cette larve est pour lui « l'individu directeur » (se transformant entièrement en tête) qui bourgeonnera les autres individualités. De là découle aussi la nécessité de faire place à la bouche dans le « segment céphalique », quoiqu'il ait constaté souvent

que le sillon de séparation du lobe céphalique et du premier segment passe par l'orifice buccal. Il déclare, pour se tirer d'affaire, que ce n'est pas la disposition primitive et que la bouche a été secondairement repoussée en arrière. Toutes ces interprétations découlent d'idées à priori, et sont injustifiables, comme on pourra le voir dans un paragraphe suivant.]

MALAQUIN (93, p. 430-444) admet que le lobe céphalique n'est qu'un segment somatique transformé. Les huit appendices qui s'y trouvent typiquement (4 antennes paires, 1 impaire provenant de la soudure de deux antennes, et 2 palpes) proviennent de la transformation directe des huit parties qui constituent l'appareil parapodial d'un segment (4 rames et 4 cirrhes). Quant à la différence que présente le système nerveux dans le lobe céphalique et les segments somatiques, elle n'a pas d'importance puisque (p. 143) : « Le système nerveux « cérébral ne peut fournir d'indications morphologiques par sa plus « ou moins grande complexité. Son développement plus ou moins « considérable correspond à des fonctions physiologiques plus ou « moins nombreuses et on peut plutôt dire avec raison, que ce qui « détermine le développement des centres nerveux, c'est l'importance « des fonctions à remplir et des organes sensoriels à innover ». Les preuves de l'exactitude de cette théorie sont fournies par la démonstration des trois propositions préliminaires suivantes :

1° Le segment céphalique peut porter des appendices ayant la forme de rames sétigères ;

2° Une rame sétigère locomotrice peut se transformer en cirrhe sensitif ;

3° Le segment céphalique n'est pas fondamentalement différent d'un segment ordinaire ;

Et les trois catégories de preuves suivantes :

1° La disparition des appendices pédieux et céphaliques suit un ordre constant et le même ;

2° L'ordre d'apparition des appendices pédieux et céphaliques est le même ;

3° La disposition sur le segment est la même pour les deux catégories d'appendices.

[Il va sans dire que les trois dernières preuves sont subordonnées à l'exactitude des trois propositions que l'auteur qualifie lui-même de préliminaires. Je me bornerai donc à prouver que les propositions en question ne sont pas exactes.

La première proposition repose sur l'interprétation d'un seul exemple : les appendices sétigères des *Tomopteris* considérés comme innervés par le cerveau. Meyer (90 a) a montré que ce ne sont pas des appendices céphaliques, mais bien des parapodes appartenant par leur innervation et leur développement au second segment somatique. Cet unique exemple montre donc juste le contraire de ce qu'il doit démontrer dans la pensée de l'auteur. En outre, tout ce que l'on connaît de l'anatomie et du développement des Polychètes, permet d'établir la règle absolue suivante : jamais le lobe céphalique à aucun stade ontogénique ni phylogénique n'a porté d'appareil sétigère.

La seconde proposition est déduite de l'interprétation des appendices de l'extrémité antérieure des *Psammolyce* et *Sthenelais* et des appendices parapodiaux des *Eunice*. Pruvot et Racovitza (95, p. 452-464) ont montré que, chez les premières, les rames parapodiales ne sont nullement transformées en cirrhes et les mêmes auteurs, dans le même travail (p. 362 et 417) ont montré, que, chez les Euniciens la branchie n'est pas plus un cirrhe modifié, que le cirrhe n'est une rame transformée. Tout ce qu'on sait de l'anatomie et du développement du parapode permet au contraire d'établir la proposition inverse : jamais une rame sétigère ne se transforme en cirrhe, et vice versa.

Le raisonnement qui a servi à établir la troisième proposition est très singulier. Le voici : « si le lobe céphalique était une partie non comparable à un autre segment il ne pourrait être régénéré lorsque par traumatisme il se trouve enlevé à un Annélide. Mais les observations faites dans ce cas, et elles sont nombreuses, montrent qu'un nouveau lobe céphalique peut être régénéré par un segment ordinaire ». Ainsi pourquoi ne pas dire alors : si les os de l'avant-bras et de la main étaient des parties non comparables à l'humérus, ils ne pourraient être régénérés par ce dernier, comme cela se produit quand

on coupe la patte de certains Urodèles. Pourtant personne ne prétend que ces parties sont homologues dans le sens morphologique étroit, et en Ostéologie comparée, on les compare respectivement les uns aux autres et non indifféremment entre eux. Si Malaquin veut simplement dire que la tête et les segments dérivent de la même ébauche ancestrale, nous sommes d'accord, puisque, comme l'on verra plus loin, ce sont des différenciations de l'individu trochophore. Mais cette vérité ne lui sert à rien et il faut, pour sa théorie, que la tête ait été segment somatique, que le métacarpe ait été humérus ; tandis qu'en réalité la tête a toujours été tête et les vrais segments ne sont nés que plus tard, comme l'humérus a toujours été humérus, et le métacarpe, métacarpe dès le début de leur différenciation.

Comment se fait-il que le cerveau n'a point besoin d'être homologue au ganglion de la chaîne ventrale quoique ces deux centres innervent des organes qui le sont ? Je laisse de côté cette contradiction de la théorie de Malaquin, d'autant plus que point n'est besoin de plus longs développements pour montrer son inexactitude.]

HATSCHEK (91) admet que l'Annélide est une colonie, un cormus, formé par une série linéaire d'individus correspondant au Prosoma de la Trochophore. On verra plus loin que cette région de la larve comprend toute la partie préorale et une partie de la région post-orale dont la limite postérieure passe en arrière du rein céphalique. Les individus du cormus sont tous incomplets. Le premier individu n'a pas de *Opisthion* ou périprocte (pygidium), les autres nés par divisions du premier n'ont été qu'incomplètement régénérés, aussi leur manque-t-il la région antérieure, nommée *Prosthion* et contenant les ganglions cérébroïdes, les organes des sens et la bouche. Enfin, le segment terminal serait dépourvu de *Prosthion* et d'une partie de la région postérieure et ne serait formé que par l'*Opisthion*.

[Hatschek a plusieurs fois changé d'opinion sur la morphologie des animaux segmentés et je n'ai nullement besoin de passer toutes ses opinions en revue. Je me suis borné à exposer ici sa dernière théorie, qui d'après lui « am ungezwungensten die typischen Etwicklungs und

« Wachsthumerscheinungen der Articulaten erklärt ». La théorie a donc été imaginée dans un but explicatif, aussi se ressent-elle de son origine préconçue car il n'en est pas d'autre plus artificielle et surtout moins prouvée.

Constatons d'abord que Hatschek voit qu'il n'y a pas moyen d'admettre l'homologie des segments somatiques avec le lobe céphalique. Il évite cette difficulté en supposant que le lobe céphalique n'est représenté qu'une fois dans sa colonie, car cette dernière est née par multiplication scissipare avec régénération incomplète des individus postérieurs. Pourquoi est-ce ainsi et pas autrement ? La seule raison qu'il donne est que cela permet mieux d'expliquer les faits. Ceci reste encore à prouver puisqu'on verra plus loin que cette hypothèse contredit certaines observations précises. En supposant que les choses se passent ainsi, les appendices céphaliques alors ne sont forcément pas homologues des appendices segmentaires ; mais l'auteur ne tire pas cette conclusion forcée de sa propre théorie et prétend au contraire que les cinq autennes possibles des Polychètes doivent être considérées de la manière suivante (p. 423) : « Die vier Längsreihen von Cirren, welche an dem » segmentierten Körper durch die dorsalen und ventralen Paare von » Parapodialcirren gebildet werden setzen sich auch auf das Prosto- » mium fort, insoferne als wir auch hier ein dorsales und ein ventrales » Paar von Cerebralcirren (antennes) beobachten; ihren Abschluss fin- » den diese vier Reihen in den unpaaren oder apicalen cerebral Cirrus ».

On conviendra que l'antenne impaire est très embarrassante dans l'explication de Hatschek, et qu'il n'est pas suffisant de la qualifier d'« Abschluss » pour justifier sa présence. Voilà donc une première contradiction ; il s'en présentera bien d'autres.

L'individu complet c'est le *Prosoma*, dit-il. Il dit d'autre part que chez le Polychète, deux régions de l'individu complet, le *Prosthion* et l'*Opisthion* ne sont représentées qu'une fois ; les autres segments correspondent donc à une région intermédiaire que nous appellerons pour plus de commodité *Mezosthion*. Il s'ensuit que le *Prosoma* est formé par ces trois régions puisque c'est un individu complet. Essayons de délimiter ces trois régions sur la larve et sur l'adulte tels que les

conçoit Hatschek. La larve est divisée en une région préorale, le *Prostomium*, et une région post-orale, le *Métastomium*, qui ensemble forment le *Prosoma*. Mais, dès que la larve commence sa transformation, il apparaît dans la région postérieure du *Métastomium* une zone prolifère qui allonge la *Trochophore* et qui fait paraître une nouvelle région du corps, le *Metasoma*. Par le fait de la croissance inter-

H a t s c h e k						R a c o v i t z a	
Adulte	Larve		Cormus			Larve	Adulte
	Prosoma	Métasoma	Premier individu	Individu moyen	Dernier individu		
Prosoma	Prostomium		Prosthion			Région pré-orale	Lobe céphalique
B	O	U		C		H	E 1 ^{er} Segm.
Metastomium			Prosthion				
Peristomium			Megosthion	Megosthion			II. "
Série des Segments						Région post-orale	IV. "
							V. "
							VI. "
							VII. "
Périprocte	Périprocte	Périprocte			Opisthion	Périprocte	Pygidium

calaire, le *Prosoma* ne peut donc être une individualité complète puisqu'il lui manque le *Pygidium*, *Périprocte* ou *Prosthion*, enlevé par le *Métasoma*. Mais supposons que le *Prosoma* soit tout de même complet par une volonté supérieure. Le *Prosthion* sera formé par le *Prostomium*, plus certaine partie du *Métastomium* puisqu'il contient la bouche; le *Mégosthion* sera formé par la région moyenne du *Métastomium*, et l'*Opisthion* par sa région postérieure. Déplaçons

délicatement le tout et superposons-le sur l'extrémité antérieure d'un Polychète aussi Archiannélide qu'on voudra. On obtient le plus bizarre assemblage qui puisse s'imaginer, comme on peut s'en convaincre par le tableau ci-joint des homologues qu'on doit établir. La dernière colonne indique les véritables rapports entre la larve et l'adulte tels qu'ils ressortiront de l'étude du second paragraphe.

Si l'on veut se donner la peine d'étudier ce tableau, on verra les contradictions qui naissent de la comparaison de l'embryon, de l'individu théorique colonial et de l'adulte tel que les conçoit Hatschek. Il est inutile, je crois, d'insister encore sur le mal foncé de cette conception qui n'a d'autre mérite que de vouloir, à tout prix, faire revivre l'agonisante théorie des colonies animales et d'introduire dans la science des mots affreusement barbares ne correspondant pas à des définitions morphologiques mais simplement à des divisions théoriques changeant avec chaque auteur.]

2. *Le lobe céphalique n'est pas l'homologue des segments somatiques.* — Les auteurs suivants admettent tous implicitement ou explicitement la non homologie des deux régions.

KLEINENBERG (86) et SALENSKY (87) font la distinction entre les régions céphalique et somatique, mais ne sont pas tout à fait d'accord sur la limitation de ces régions. Leurs opinions seront exposées dans le paragraphe suivant.

WISTINGHAUSEN (92 p. 82) déclare que le corps de l'Annélide se forme par deux ébauches larvaires complètement différentes : l'ébauche ventrale du tronc et l'ébauche du lobe céphalique ; les deux se réunissent postérieurement.

WILSON (92 p. 424) considère dans les Polychètes une partie non segmentée (lobe céphalique + segment buccal) et une partie segmentée. Son interprétation du segment buccal est inexacte, comme on le verra plus tard.

MEYER (90) constate que « l'hétéronomie du Prostomium, des segments somatiques et du telson, devient compréhensible, même « nécessaire, si nous admettons que les métamères sont nés par la

« fragmentation de la partie du corps située entre l'extrémité céphalique et caudale ». Il faut admettre cette opinion comme étant l'expression de la vérité, car il y a en sa faveur des raisons suffisantes tirées de l'embryogénie et de la différenciation du mésoderme. Les phénomènes de scissiparité ne peuvent indiquer le mode de formation du corps des Polychètes, car ces phénomènes sont exceptionnels dans ce groupe et de plus ne se présentent que chez des formes ayant subi une évolution régressive, et chez celles où la scissiparité est la suite de l'accumulation des produits génitaux dans les parties postérieures du corps. La formation de la tête, dans ce cas, se ramène à un simple processus de régénération. Si la métamérie était dérivée d'un phénomène de bourgeonnement il faudrait que le dernier segment fût le plus jeune, ce qui n'est pas le cas, puisque le telson est contemporain du lobe céphalique, et ensuite il faudrait que tous les « bourgeons » fussent homodynames, ce qui n'est pas le cas. Si l'on prétend que la métamérie a pris naissance par une espèce de strobilation comme chez les Acalèphes, il faudrait que le segment le plus jeune fût situé immédiatement en arrière du premier segment du corps, et c'est juste le contraire qui arrive.

Il faut donc admettre que les Polychètes descendent de formes non segmentées et notamment « de Turbellariés vigoureux et rapaces menant une vie pélagique ». Ce qui a produit la métamérie dans la région médiane du corps de ces animaux, c'est le mouvement ondulatoire qui a occasionné le fractionnement des masses génitales primitivement continues et situées de chaque côté du corps. Il se forma ainsi une série de centres métamériques autour desquels se groupèrent de la même manière les autres organes. La cavité interne de ces masses génitales est homologue des cavités coelomiques des annélides, comme les muscles épithéliaux de ces derniers sont les homologues du parenchyme des Turbellariés.

[Le but de ce chapitre étant la démonstration de la non homologie du lobe céphalique et du soma, toute la partie ayant trait à l'explication de l'origine de la métamérie et de la descendance des Polychètes a été exposée d'une manière moins détaillée qu'elle ne le mérite. A

mon avis, la lumineuse théorie de Meyer est bien ce qu'on a écrit de plus raisonnable sur ce sujet, et je l'admets volontiers sauf quelques modifications de détail.

Ainsi, pour ne s'en tenir qu'au sujet traité dans ce mémoire, Meyer croit que tous les appendices des Annélides se sont formés « als Ausstülpungen besonderers empfindungsfähiger Integumentpartien. Indem in solche hohle Körperfortsätze » sont entraînés des vaisseaux, il se forme des branchies. Si les cirrhes ou parties des cirrhes se transforment sur le soma en branchies vraies seulement sur la face dorsale, cela tient à leur position. Sur la face dorsale, les cirres n'étant pas en contact avec le support, peuvent avoir des parois plus minces ce qui facilite l'hématose et ils sont moins exposés aux blessures.

Il y a deux choses à opposer à cette manière de voir : 1° Les appendices des Annélides (à l'exception des palpes) sont formés principalement par des stylodes qui ne sont pas des évaginations creuses de « l'Intégument », mais des formations entièrement comprises entre la cuticule et la basale, donc pleines et simples. Les articles basilaires (phores) sont bien des évaginations creuses de la couche dermo-musculaire, mais ne représentent que la partie motrice et non sensitive de l'organe.

2° Les branchies vraies sont des néoformations, et non des cirres transformés. Les cirrhophores seuls peuvent jouer le rôle de branchies dans certains cas (*Staurocéphal* par ex.), mais alors ils n'ont rien de commun avec les branchies vraies. Tout ceci n'influe en rien sur la théorie générale du métamérisme telle que l'a formulée Meyer ; ce n'est qu'un point de détail qui a son importance, cependant, comme on le verra plus loin.]

PRUVOT et RACOVITZA (95) admettent la division du corps en trois parties non homologues et appliquent cette conception à la systématique des Polychètes. J'ai déjà cité autre part les preuves en faveur de cette vue qui ont résulté de cette application même.

§ 2. — RAPPORT DU LOBE CÉPHALIQUE DE L'ADULTE AVEC LA
TROCHOPHORE

KLEINENBERG (86, p. 181-182) considère la Trochophore, non comme un jeune Annélide, mais comme un être médusoïde qui produirait l'Annélide exactement comme la Bipinnaria produit l'Astérie. La Méduse ne se transforme pas entièrement en Polychète. Tous ses organes, à l'exception du tube digestif, sont résorbés ou rejetés pendant la transformation et les organes de l'Annélide sont des néoformations qui n'ont rien de commun avec les organes de la larve. La couronne ciliée préorale (Prototroch) divise la larve médusoïde en deux régions dans lesquelles se forment deux portions distinctes du corps de l'Annélide.

1° *Région supérieure* (ombrelle) qui forme chez l'Annélide uniquement les ganglions nerveux et les organes sensitifs céphaliques, en un mot le lobe céphalique, mais jamais de segment.

2° *Région inférieure* (subombrelle) qui forme tous les segments ; c'est à cette région (le soma de l'Annélide) qu'appartiennent la bouche, le rein céphalique et l'otocyste quand il existe.

[J'admets complètement les homologues établies par Kleinenberg entre les deux régions de la Trochophore et de l'Annélide ; seulement j'y ajoute une troisième région de même valeur morphologique, le Périprocte ou Pygidium, strictement homologue dans les deux formes. Par contre, je ne crois pas que la Trochophore soit autre chose qu'un embryon d'Annélide. Son organisation spéciale doit être considérée comme la résultante de l'adaptation à la vie pélagique. Les quelques ressemblances plus ou moins justifiées qu'elle présente avec les Méduses n'ont point besoin d'être expliquées par une commune origine, mais simplement par une transformation convergente due à l'influence du même milieu. De cette manière s'expliquent facilement les différences réelles très grandes qui existent entre les deux formes.

Chez la plupart des Polychètes, la larve se transforme directement et entièrement en adulte. On considère ces cas comme secondaires, le

développement du *Polygordius* avec sa larve si caractérisée étant typiques, et l'on cherche à ramener à ce type les premières larves plus simples (plus annélidiformes, si je puis m'exprimer ainsi) des Polychètes rapaces. Je crois, en effet, que ce sont ces dernières qui sont les plus primitives des Polychètes actuellement connus ; les Archiannélidés étant des formes hétérogènes et en bien des points régressives comme l'a déjà indiqué Eisig (87).

De ce qui précède il résulte que la Trochophore typique ne nous donne nullement l'image du Polychète ancestral. Tout ce qu'il y a de typique et de primitif dans ce supposé ancêtre est rejeté ou résorbé pendant le développement comme organe purement larvaire et secondaire. Ce phénomène n'est pas isolé, et il en existe de nombreux exemples dans divers groupes. Pour ne pas sortir du groupe des Polychètes, citons seulement les soies larvaires dont sont pourvues beaucoup de larves (de Spionidiens surtout) et qui sont complètement rejetées pendant le développement ; personne ne s'est encore avisé d'ornier l'ancêtre supposé. [Dans l'hypothèse de Kleinenberg on doit recourir à la strobilation ou au bourgeonnement pour expliquer le métamérisme. On a vu (V. Meyer, p. 23) que cela présente des difficultés insurmontables et que l'hypothèse de Meyer est bien plus naturelle.]

SALENSKY (87, p. 631-639) admet que la Trochophore est divisée par la zone ciliée préorale en deux régions distinctes :

1° *Région céphalique* ou *préorale* qui donnera le lobe céphalique de l'adulte. Cette région n'est pas métamérique ; elle contient les ganglions cérébroïdes et les organes des sens, ne possède pas de rein et son coelome est impair.

2° *Région somatique* ou *post-orale* qui donnera le soma de l'adulte. Cette région est divisée en métamères ; elle contient la plaque médullaire (chaîne ganglionnaire), des reins et des ébauches coelomiques paires. « Entre ces deux régions principales de la Trochophore se trouve une région intermédiaire formée par l'anneau des couronnes orales ; la bouche siège à la face ventrale de cette région intermédiaire dont la structure diffère aussi bien de celle de la région céphalique que de celle de la région somatique. »

[Il y a deux choses seulement à reprocher à l'interprétation de Salensky. 1° Elle ne tient pas compte du Pygidium, qui a pourtant la même valeur morphologique que la région préorale et le Soma. 2° Elle attribue à l'anneau des couronnes orales (segment buccal de l'adulte) une valeur beaucoup trop considérable puisque, si on ne s'en tenait qu'aux conclusions exactement transcrites plus haut, on pourrait croire qu'il a la même importance que les deux autres régions. Mais l'auteur avait pris soin de dire auparavant que cet anneau n'était qu'une subdivision de la région somatique. Même après cette restriction, les conclusions de Salensky doivent être modifiées. Le (ou les) segment buccal ne diffère fondamentalement en rien des segments ordinaires, ainsi qu'il ressort des travaux embryologiques de l'auteur même et comme on peut facilement s'en convaincre en examinant certains Polychètes adultes (Amphinomiens par exemple) où le segment buccal porte des Parapodes normaux, et certains jeunes (v. plus bas critique de Wilson, p. 28) qui, à cet état, ont un segment buccal normal ne se modifiant que plus tard. On peut ainsi se convaincre que les cirres tentaculaires sont des cirres parapodiaux et que les segments buccaux nus ont été jadis pourvus de tout ce qu'il leur fallait pour être des segments complets. Il faut donc considérer le segment buccal comme un segment normal légèrement modifié dans le cours de l'évolution phylogénétique. La bouche occupe typiquement la région ventrale de son extrémité antérieure, c'est-à-dire que la moitié inférieure du bord antérieur de ce segment en forme le pourtour ventral et latéral. La couronne préorale, étant une acquisition de la larve, est résorbée chez l'adulte sans laisser de trace.]

HATSCHEK (91) n'est pas d'accord avec les auteurs précédents. Sa théorie a déjà été exposée et critiquée. Il n'y a pas lieu d'y insister plus longuement.

WILSON (92, p. 424) soutient que le segment buccal fait partie de la région non segmentée du corps « and arises morphologically as a differentiation of the head ». La tête serait donc formée par l'hémisphère supérieur, le Prototroch et une partie de la région inférieure. En effet, chez les *Nereis* dans le stade représenté par la figure 1, il y a

un sillon très net qui passe en arrière de la paire de cirres tentaculaires et qui sépare toute la région antérieure de la région suivante marquée par des Parapodes très nets. Par contre, il n'y a aucune trace de séparation passant au-dessus de ce cirre.

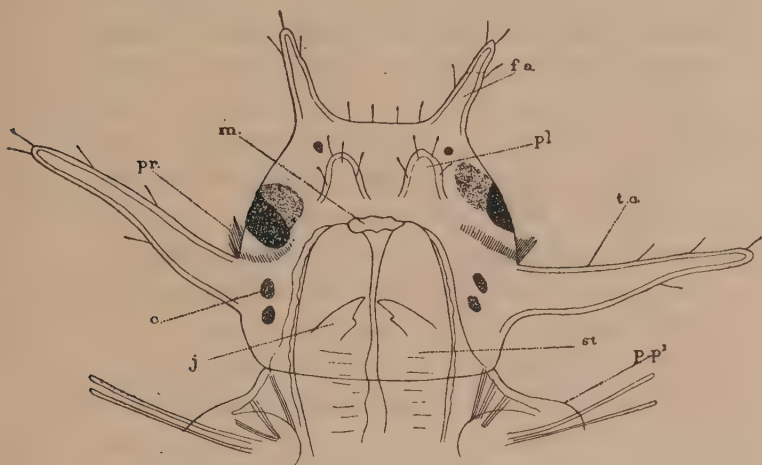


FIG. 1. — *Nereis limbata* Ehlers. — Tête au stade de quatre jours et demi, vue du côté ventral. [Délimitation de la tête, apparition des mâchoires, croissance des antennes frontales, des cirrhes tentaculaires, des palpes, etc, fragmentation du Prototroch.]

f.a., antennes frontales ; *pl*, palpes ; *m*, bouche ; *pr*, prototroch ; *c*, taches oculaires ; *j*, mâchoires ; *t.c.*, cirrhes tentaculaires ; *st*, stomodaeum ; *p.p.*, premiers parapodes. [D'après Wilson (92), pl. XX, f. 29.]

[Je crois que la raison invoquée par Wilson n'est nullement convaincante. La figure de cet auteur, reproduite ici, montre d'abord que les restes du Prototroch séparent ce qu'il appelle la tête, en une région antérieure correspondant à la région préorale de la larve et que nous considérons comme le lobe céphalique, et une région postérieure qui contient les cirres et la bouche. Que ces deux régions ne soient pas séparées aussi par un sillon intersegmentaire, cela n'est pas une raison suffisante pour les considérer comme parties du même tout. On sait en effet que les cirres tentaculaires des *Nereis* sont innervés par la chaîne ventrale, et l'on sait aussi en outre que le

segment buccal des *Nereis*, paraissant unique à l'extérieur, est en réalité formé par deux segments réunis. Ces considérations suffiraient à infirmer l'interprétation de Wilson.

On peut encore lui opposer des exemples montrant que le sillon intersegmentaire existe entre le lobe céphalique et le segment buccal chez de jeunes Polychètes du même âge que sa *Nereis*. J'extrais l'exemple suivant d'une monographie en préparation de la *Micro-*

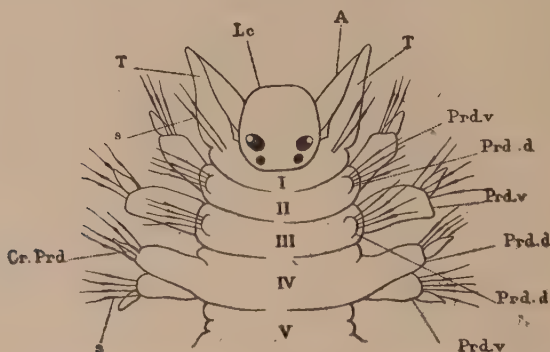


FIG. 2. — *Micronereis variegata* Claparède. Extrémité antérieure d'un embryon à 6 parapodes vue du côté dorsal. Gr. 108 d.

Lc, lobe céphalique ; *A*, antenne ; *T*, cirrhe tentaculaire ; *s*, soie ; *Cr. Prd*, cirrhe parapodial ; *Prd. d*, rame parapodiale dorsale ; *Prd. v*, rame parapodiale ventrale ; *I à V*, les cinq premiers segments.

nereis variegata Clap. Ce Polychète voisin des *Lycoridiens* et par bien des caractères plus primitif que ces derniers, possède quatre antennes, quatre cirres tentaculaires, deux segments pourvus seulement d'une rame ventrale et les autres segments nettement biramés. L'embryon a quatre paires de parapodes, n'a que deux antennes encore ; en arrière il y a une bande ciliée interrompue, l'homologue du Prototroch, qui sépare cette région de la suivante (segment buccal) munie de deux cirres et d'un faisceau de soies. Puis viennent deux paires de parapodes à rame ventrale normale, mais à rame dorsale représentée par une touffe de soies sortant d'un petit mamelon. Viennent ensuite des parapodes complets. Il n'y a pas trace de sillons intersegmentaires dans toute la longueur de l'embryon.

Au stade à six parapodes représenté dans la figure 2, l'organisation est la même, seulement *tous les segments sont séparés par des sillons*, et le lobe céphalique est aussi *nettement séparé* du segment buccal que les segments entre eux.

La présence du mamelon sétigère dorsal sur les segments II et III montre indubitablement que les parapodes incomplets de deux des premiers segments de l'adulte dérivent de parapodes primitivement complets. Est-il trop hasardé de prétendre que les soies qui accompagnent le cirre tentaculaire assignent à ce dernier une origine parapodiale ? Il est inutile, je crois, d'insister et chacun pourra se convaincre à l'inspection des deux figures que le cas de Wilson doit être considéré comme une modification ontogénique secondaire sans importance morphologique.]

§ 3. — MORPHOLOGIE DE L'ENCÉPHALE

PRUVOT (85, p. 122-123) est le premier auteur qui ait essayé d'établir des groupes morphologiques parmi les ganglions de l'encéphale de Polychètes et qui en même temps ait établi leur homologie dans les différentes familles. Il distingue deux centres :

1° *Centre stomato-gastrique* qui donne les nerfs aux palpes.

2° *Centre antennaire*, innervant les yeux, les antennes et l'organe nucal. Celui-ci est souvent subdivisé en deux autres centres secondaires :

a) *Le centre antennaire antérieur* donnant des nerfs aux antennes latérales antérieures.

b) *Le centre antennaire postérieur* donnant des nerfs aux antennes latérales postérieures, à l'antenne médiane et à l'organe nucal.

Les connectifs prennent leur origine dans les deux centres principaux et le système nerveux stomato-gastrique dans le premier.

Si l'on peut admettre complètement la délimitation du premier centre telle que l'a établie Pruvot, il n'en est pas de même pour le second. Ce dernier contient en effet deux centres qui ne correspondent

pas dans leur délimitation aux centres secondaires de cet auteur.

HATSCHKE (91, p. 424-425) considère le cerveau comme formé par :

1° Une paire de « Tentacularganglien » innervant les « Primärentakeln » (palpe). C'est le centre stomatogastrique de Pruvot.

2° Un « Mittelhirn », masse impaire pouvant se diviser en plusieurs ganglions correspondant aux organes des sens. Il donne des nerfs aux yeux, antennes (Cerebralcirren) et donne des fibres aux connectifs.

3° Une paire de « Riechlappen » qui donne des nerfs aux « Riechgruben » (organe nuchal).

L'auteur croit que ces trois parties étaient primitivement placées autrement que chez les types actuels. Le Mittelhirn, avec tout le Prostomium et ses appendices, aurait émigré du côté dorsal; les Tentakularganglien du côté ventral et les Riechlappen du côté dorsal. Ces dernières considérations sont nécessaires si l'on admet, comme Hatschek, que l'ancêtre est la Trochophore typique, car quoiqu'il ne le dise pas, il est certain que c'est la position des organes nerveux et sensitifs chez la larve qu'il a en vue lorsqu'il parle des dispositions primitives. Mais, comme il est plus que probable que la Trochophore typique n'est que l'embryon des Polychètes, qui a souffert le plus de modifications secondaires, il faut plutôt considérer la position de ces organes chez la larve comme due à des changements secondaires produits par le gonflement de l'extrémité antérieure, et les rapports chez l'adulte comme étant plus rapprochés des dispositions primitives. Chez les embryons à forme Trochophore peu prononcée, les rapports des organes sont les mêmes que chez les adultes. Les deux figures schématiques qui accompagnent l'exposé de Hatschek ne reposent sur aucun substratum matériel et on peut lui reprocher d'avoir complètement méconnu la position de l'antenne impaire, toujours la plus postérieure et jamais au milieu du carré formé par les quatre autres.

Si j'adopte les divisions du cerveau établies par cet auteur, je crois devoir d'abord modifier légèrement sa terminologie, non pour changer des mots, mais pour établir les valeurs des trois régions, et ensuite je tâcherai de donner les preuves de l'exactitude de cette

division, chose que Hatschek n'a pas faite dans son livre, où il s'est borné à exposer son opinion en quelques mots.

Le changement terminologique consiste dans l'extension du terme « cerveau », employé pour le *Mittelhirn*, aux deux autres subdivisions. Cela implique la conviction que les trois régions cérébrales sont d'égale valeur morphologique. Du peu de mots que consacre Hatschek à cette question et de la terminologie adoptée on pourrait conclure qu'il n'est pas de cet avis et qu'il croit que les *Riechganglien* et les *Tentakelganglien* sont des formations secondaires, homologues aux ganglions optiques et antennaires.

RACOVITZA (94) divise l'encéphale des Polychètes en cerveau moyen, antérieur et postérieur.

PRUVOT et RACOVITZA (95) adoptent cette nomenclature, mais aucun de ces deux mémoires ne discute avec détail le bien fondé de cette subdivision.

Tous les autres auteurs qui se sont occupés de l'encéphale des Polychètes, et ils sont fort nombreux, se sont bornés à sa description pure et simple sans arriver à une conception générale de cet organe. Si quelquefois ils ont fait des essais timides d'homologie dans les différentes familles, ils ne sont pas arrivés à une généralisation suffisante, à une compréhension morphologique de l'encéphale. Cela tient à la grande variabilité du nombre et de la grandeur des ganglions secondaires (les ganglions antennaires, optiques, etc.). Ces masses nerveuses sont intimement liées aux organes des sens spécialisés (yeux, antennes, etc.), et disparaissent lorsque ces derniers manquent. Une forme à appendices nombreux aura un encéphale bossué de ganglions variés; tandis qu'un Polychète sans appendice aura un encéphale lisse. On conçoit qu'il est difficile, de cette manière, de trouver l'homologue d'un ganglion antennaire ou optique chez un Polychète qui n'a ni yeux, ni antennes.

Les ganglions des organes spécialisés ne peuvent donc servir lorsqu'on veut faire la morphologie de l'encéphale des Polychètes; il faut procéder d'une autre manière et se laisser guider par les considérations suivantes :

Si les ganglions spécialisés disparaissent chez les Polychètes sans yeux ni appendices, il n'en reste pas moins une masse nerveuse à l'intérieur du lobe céphalique. Cette masse se décompose nettement en plusieurs autres :

1° Deux masses symétriques antérieures et ventrales, en continuité de substance avec l'épiderme du côté ventral, à l'endroit correspondant à l'insertion des palpes chez les formes pourvues de ces appendices.

2° Une masse impaire ou faiblement subdivisée, dorsale, en continuité de substance avec l'épiderme du côté dorsal (face dorsale du lobe céphalique).

3° Deux masses symétriques postérieures et dorsales, en continuité de substance avec l'épiderme du côté postérieur à l'endroit correspondant à l'origine des nerfs nucaux.

Si l'on examine l'encéphale des Polychètes à appendices, on peut facilement voir que ces trois parties existent avec les mêmes rapports et que les ganglions des organes des sens leur sont simplement surajoutés et dans un ordre strictement le même. Les ganglions palpaire sont toujours surajoutés aux masses antérieures, les ganglions antennaires et optiques toujours à la masse médiane ; les ganglions de l'organe nucal toujours aux masses postérieures. On peut donc tirer de ces faits les conclusions suivantes :

Pour homologuer les différentes régions de l'encéphale dans les différentes familles de Polychètes, il faut s'adresser aux trois masses fondamentales et non aux ganglions des organes des sens.

Les trois masses, communes à tous les Polychètes, sont donc plus primitives que les ganglions des organes des sens spécialisés qui, manifestement, sont des acquisitions secondaires. Il en résulte que la souche des Polychètes actuels devait être dépourvue d'appendices céphaliques. Cette dernière conclusion pourrait paraître en contradiction avec l'opinion exprimée plus haut que les Polychètes rapaces sont les formes les plus rapprochées de la forme souche. Mais dans ce dernier cas il s'agit des formes actuelles et la conclusion s'applique à la souche primitive de ces animaux, qui certes ne doit plus avoir de

représentants actuels, étant donnée l'ancienneté géologique considérable des Polychètes.

Cette conclusion paraît aussi contredire la belle théorie de Kleinberg (86) que j'adopte entièrement et qui veut que le centre nerveux soit produit par l'organe des sens qu'il innerve. En effet, si les organes des sens produisent les ganglions et ces deux formations sont secondaires, comment naissent les trois masses et à quoi faut-il attribuer leur origine? Cette question sera longuement discutée dans la partie histologique de ce travail, mais, comme il faut immédiatement y répondre, j'exposerai dès maintenant les conclusions auxquelles je suis arrivé.

On a vu que, chez les Polychètes sans appendices, les masses nerveuses sont en continuité de substance avec l'épiderme en certains endroits déterminés. Ainsi qu'il sera démontré dans le chapitre IV, en ces points l'épiderme contient un nombre énorme de cellules sensibles. On peut donc considérer ces surfaces, ces aires, comme des organes sensitifs diffus, d'autant plus qu'il sera démontré que les organes des sens spécialisés ne sont que des spécialisations plus complètes de certains points de l'aire correspondante. En outre, chez les formes à appendices, les organes des sens spécialisés ne constituent pas toute la surface sensitive du lobe céphalique, car ces organes sont placés dans des régions épidermiques à cellules sensibles et en continuité de substance avec les centres nerveux qui sont strictement homologues aux aires sensibles des Polychètes sans organes des sens spécialisés. Ce sont donc ces aires sensibles qui ont produit les trois masses nerveuses fondamentales de l'encéphale et ce sont elles qui permettront d'établir de véritables homologies entre les différentes régions du lobe céphalique des Polychètes, et non les organes des sens spécialisés formations secondaires.

Le fait que les différentes catégories physiologiques d'organes sensitifs naissent toujours sur la même aire sensitive, montre que, déjà avant leur apparition, ces régions s'étaient spécialisées au point de vue fonctionnel. On est donc en droit de subdiviser le lobe céphalique des Polychètes en trois régions formées par des aires sensibles avec leurs organes des sens et les masses nerveuses qu'elles ont produites,

régions ayant leur caractère anatomique et physiologique spécial.

1 ^o Région palpaire.	{ Aire palpaire.... Cerveau antérieur.	{ Fossettes gustatives.. Palpes..... Ganglions palpaire..	Fonctions tactiles et gustatives.
2 ^o Région sincipitale.	{ Aire sincipitale.. Cerveau moyen...	{ Yeux..... Antennes..... Ganglions optiques.. Ganglions antennaires.	Fonctions visuelles et tactiles.
3 ^o Région nucale...	{ Aire nucale..... Cerveau postérieur	{ Organe nucal..... Ganglion nucal.....	Fonctions olfactives.

Cela déterminé, il reste maintenant à compléter la démonstration par des preuves matérielles de l'individualité des trois centres nerveux et de leur constance chez les Polychètes. La seconde partie du travail (chap. II) apporte la preuve pour quatre familles; les travaux des auteurs précédents la fournissent pour beaucoup d'autres. Je n'ai naturellement pas tenu compte des travaux des auteurs anciens, très nombreux, qui n'ont examiné l'encéphale que par dissection : je ne crains pas d'affirmer qu'on ne peut étudier utilement le système nerveux des Polychètes que par les coupes, même si l'on se place au point de vue topographique.

I. — Anatomie de l'encéphale des Polychètes dans les différentes familles. — 1^o AMPHINOMIENS. — Je décris en détail dans le chapitre II de ce mémoire, l'encéphale chez plusieurs types de cette famille et l'on pourra se convaincre qu'il correspond bien aux divisions adoptées plus haut.

2^o APHRODITIENS. — Plusieurs auteurs se sont occupés de cette famille, et de leurs descriptions et figures on peut nettement établir la présence du cerveau antérieur et moyen. *Kallenbach* (83, p. 20) décrit sommairement deux « kleinzellige Hemisphären » chez *Polynoe cirrata* qui ne sont autre chose que les ganglions palpaire du cerveau antérieur. *Rohde* (87, p. 2-4) retrouve ces ganglions chez de nombreuses formes et les nomme « Hutpilz » (?), en les considérant comme formés de « noyaux nerveux » (?) Il trouve en outre deux ganglions :

l'un supérieur, l'autre inférieur, qui à en juger d'après ses figures, correspondent certainement, de par les nerfs qui en partent, au cerveau moyen et au cerveau antérieur, d'autant plus que les connectifs prennent naissance, par une racine de chaque côté, dans chacun de ces ganglions. Quant à ce qu'il appelle « Hirnhörner » autres ganglions du cerveau, ils n'existent certainement pas en réalité et doivent être considérés comme une erreur d'interprétation. *Haller* (89, p. 29) chez la *Lepidasthenia* décrit aussi le ganglion palpaire qu'il appelle « Tentakelganglion » parce qu'il fourni le nerf du palpe (Tentakel) et le déclare, avec raison, homologue des formations semblables des *Archiannélides* (Fraipont) du *Polyophthalmus* (Meyer), des *Nephtys* et *Staurocephalus* (Pruvot). Il a cependant tort de considérer les appendices impairs des *Ophéliens* (Kükenthal) comme non homologues des palpes. Le ganglion donne des fibres aux connectifs comme le fait aussi la grosse masse centrale de grandes cellules, qui n'est certes que le cerveau moyen. *Pruvot* et *Racovitza* (95, p. 446 et p. 452-462) découvrent aussi l'organe nuchal et le cerveau postérieur chez les *Acoétides* et *Sigalionides*. Les *Aphroditiens* ont donc aussi les trois régions parfaitement constituées.

3° PALMYRIENS. — On trouvera dans le chapitre II la preuve que les trois cerveaux existent aussi dans l'encéphale des Palmyriens.

4° EUNICIENS. — Cette famille a occupé aussi nombre d'auteurs anciens et modernes, mais c'est *Spengel* (81, ⁵p. 27-36) qui donne la première description exacte de l'encéphale. Il découvre et distingue les trois masses cérébrales, sans cependant généraliser les faits constatés et sans leur attribuer d'importance. *Pruvot* (85, p. 80-81), suivant sa conception générale déjà exposée, groupe ensemble le cerveau postérieur et moyen sous le nom de centre antennaire et *Jourdan*, (87) n'apporte rien de nouveau sur la morphologie cérébrale des Euniciens. *Pruvot* et *Racovitza* (95, p. 416-417) établissent nettement la présence des trois cerveaux et de leurs connexions.

5° LYCORIDIENS. — *Haller* (86, p. 29 et s.) commet des erreurs d'interprétation en ce qui concerne le cerveau des *Nereis*. Ses idées seront discutées dans le second chapitre, où l'on trouvera aussi la

preuve que, dans cette famille, l'encéphale se comporte exactement d'après le schéma général que j'ai donné plus haut.

6° HÉSIONIENS. — Je n'ai pas voulu allonger inutilement ce mémoire, en donnant la description détaillée du cerveau de *Psamathe cirrata* et *Fallacia sicula*, que j'ai étudié à ce sujet. Je me borne à déclarer que leur encéphale est formé des trois cerveaux parfaitement bien développés.

7° SYLLIDIENS. — Je ne citerai que la belle monographie que *Malaquin* (93, p. 130-131) a consacrée à cette famille. Il distingue, suivant en cela Puvot, deux centres : un centre stomato-gastrique qui n'est que le cerveau antérieur, et un centre antennaire, qu'on voit facilement sur ses figures, être l'homologue des cerveaux moyen et postérieur.

8° PHYLLODOCIENS. — *Puvot* (85, p. 90) décrit chez ces animaux un centre stomato-gastrique (cerveau antérieur) et un centre antennaire (cerveau moyen et postérieur). L'existence du cerveau postérieur ne fait pas de doute, étant donnée la présence, constante chez ces animaux, d'un organe nucal bien caractérisé.

9° NÉPHTHYDIENS. — *Puvot* (85, p. 48-49) a retrouvé aussi dans cette famille les deux centres qui sont à interpréter de la même manière que pour la famille précédente.

10° OPHÉLIENS. — *Meyer* (82, p. 782-785) décrit chez le *Polyophthalmus* trois groupes de ganglions qu'il désigne par les lettres gn^1 , gn^2 et gn^3 ; ils correspondent respectivement aux cerveau antérieur, moyen et postérieur. *Puvot* (85, p. 107) chez les Ophéliens vrais décrit nettement le cerveau postérieur comme deux lobes postérieurs en rapport avec les poches occipitales (organe nucal) ciliées, et *Kükenthal* (87, p. 558-559), par l'étude d'un très grand nombre de types arrive à la conclusion que la masse principale du cerveau dans cette famille, est formée par trois paires de ganglions. Seulement l'homologation avec les trois cerveaux est rendue plus difficile par les idées de l'auteur sur l'origine de la substance cérébrale. Il considère en effet que cette origine est triple et que l'encéphale est formé par :

a) Des grosses cellules supérieures, correspondant à la plaque sincipitale de la larve. [Idée partiellement juste, mais ayant le tort de limiter à ces cellules les transformations de la place sincipitale. Cette région appartient au cerveau moyen.]

b) Des cellules ectodermiques, immigrées dans le cerveau, ayant entraîné à leur suite les yeux. [On verra plus tard que tout l'encé-

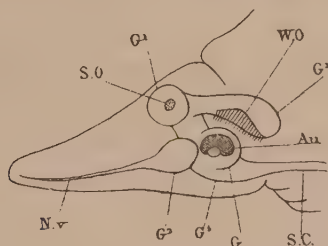


FIG. 3. *Chaetozone setosa*. — Tête avec le cerveau et les organes des sens, vue de profil.

Les lettres et leur explication sont les mêmes que sur l'original. — La nomenclature employée dans le travail est entre parenthèses.

G^2 , ganglion antérieur inférieur (cerveau antérieur) ;

G^1 , ganglion antérieur supérieur

G^4 , ganglion optique latéral } (cerveau moyen) ;

G^5 , ganglion inférieur postérieur

G^3 , ganglion postérieur supérieur (cerveau postérieur) ;

Nv , nerf tentaculaire (nerf palpaire) ; WO , organe vibratile (organe nuchal) ; SO , Hämlerkpftentakel ? (Antenne) ; SC , connectifs ; Au , yeux. [D'après Meyer (87, pl. XXIII, p. 6.)]

phale est formé uniquement de cellules ectodermiques. Ces cellules appartiennent encore au cerveau moyen.]

c) De la masse principale du cerveau qui a son origine dans les connectifs et leurs masses cellulaires. C'est cette partie qui est divisée en trois paires de ganglions. [Ici l'auteur a pris l'effet pour la cause. Quant à ses trois ganglions, voici comment on doit les interpréter : La paire de ganglions qui innervent l'organe vibratile (org. nuchal) c'est le cerveau postérieur. L'auteur lui-même la compare aux ganglions analogues du *Protodrilus* et *Polygordius* (Fraipont). La paire de ganglions qui donne les nerfs à la papille antérieure (palpode) et

que l'auteur compare aux ganglions innervant les tentacules (palpes) du *Polygordius* et *Saccocirrus* (Fraipont) sont le cerveau antérieur. La dernière paire fait partie du cerveau moyen et avec les parties a et b complète cette partie de l'encéphale.]

11° CIRRATULIENS. — Meyer (88, p. 624-626) a décrit cinq paires de ganglions chez la *Chaetozone* et je reproduis ici la figure schématique (fig. 3) qu'il donne (87, pl. XXIII, fig. 6) de l'encéphale de ce Polychète. Les ganglions qu'il désigne avec les lettres g^1 g^4 g^5 forment ensemble le cerveau moyen, et d'après mon expérience personnelle sont loin d'être aussi distincts que l'indique la figure de Meyer. Les ganglions g^2 sont le cerveau antérieur ; l'auteur lui-même leur donne la signification de « Neuraltentakelcentren ». Les ganglions g^3 représentent manifestement le cerveau postérieur. Il est inutile d'insister davantage, la figure suffira à convaincre tout le monde de la justesse de l'interprétation.

12° CAPITELLIENS. — Eising (87, p. 450 et s.) décrit dans cette famille plusieurs centres, plus ou moins soudés suivant les genres, qui s'interprètent avec la plus grande facilité de la manière suivante :

a) Les « hintere und seitliche Lappen » sont le cerveau postérieur.
b) La partie inférieure du « vordere Lappen » est le cerveau moyen.

c) La partie supérieure du même, surtout ce que l'auteur appelle « Seelappen », est le cerveau moyen.

13° MALDANIENS. — On pourra trouver dans le chapitre II du présent mémoire la description de l'encéphale de cette famille et quoique cet organe ait subi une réduction considérable et une spécialisation très grande, on peut encore le réduire au schéma général.

14° SERPULIENS. — Meyer (88) a retrouvé chez ces formes les mêmes ganglions que chez les Cirratuliens, à l'exception cependant des ganglions optiques. Les homologues s'établissent de la manière suivante.

a) Les « seitlichen Nervenmassen » marqués g^2 et leurs nerfs branchiaux sont le cerveau antérieur.

b) Les « oberen hinteren Nervenmassen » marqués g^3 sont le cer-

veau postérieur, puisque l'auteur a démontré l'opinion émise par Pruvot (85), que les orifices des néphridies thoraciques qu'ils innervaient sont les homologues des organes nucaux.

c) Les autres masses ganglionnaires marquées g^1 g^4 g^5 représentent le cerveau moyen.

15° HERMELLIENS. — Meyer (88) ayant retrouvé dans cette famille les mêmes ganglions que dans la précédente, ils s'interprètent de la même manière.

L'auteur déclare (p. 628) qu'on trouve chez les Serpuliens et les Hermelles, comme chez les Euniciens, les mêmes centres principaux reliés avec leurs appareils terminaux correspondants. On voit qu'on peut dire cela pour tous les Polychètes.

16° ARCHIANNÉLIDES. — Fraipont (84, p. 282-287) a montré que chez ces formes, l'encéphale est plus ou moins distinctement divisé en trois groupes de ganglions qu'il décrit aussi à l'occasion d'un autre travail (87, p. 29-33). Ce sont : deux ganglions antérieurs (cerveau antérieur), un ganglion moyen (cerveau moyen) et deux postérieurs (cerveau postérieur).

L'encéphale dans 16 familles de Polychètes sur 30 environ, s'est laissé ramener au schéma général donné plus haut. Est-ce trop de hardiesse d'étendre ce schéma aux familles restantes ? Je ne le crois pas, d'autant plus que la raison qui m'a fait négliger ces familles est l'absence ou l'insuffisance des travaux anatomiques à leur sujet et nullement des données contraires aux idées défendues dans ce mémoire.

L'enquête qui vient d'être faite a été rapide et sommaire ; on comprendra que c'est seulement la crainte d'étendre trop ce mémoire qui m'a fait agir ainsi. J'ai eu soin cependant de donner des indications bibliographiques assez complètes pour permettre le contrôle facile de mes interprétations.

II. — **Développement de l'encéphale.** — Il paraît établi actuellement que le système nerveux central des Polychètes prend naissance

par deux ébauches entièrement distinctes. Des épaissements ectodermiques, situés dans la région préorale ou Prostomium de la larve, donnent naissance à l'encéphale et d'autres productions ectodermiques, formant une bande longitudinale sur la ligne médiane ventrale de la région postorale, donnent naissance à la chaîne ganglionnaire. Ces deux ébauches ne se mettent en rapport que secondairement, en poussant des prolongements qui, en se réunissant autour de la bouche, forment le collier œsophagien. Ce fait a une grande importance puisqu'il apporte une preuve de plus pour la non homologie du lobe céphalique et du soma. Il est clairement établi par les travaux de *Kleinenberg* (86), *Salensky* (82, 83 et 87), *Goette* (82), *v. Drasche* (84), *Fraipont* (87), *Wistinghausen* (92), *Wilson* (92).

Le seul auteur qui a étudié les Polychètes à ce point de vue et qui soit d'un avis contraire est *Hatschek*. Je vais me borner à exposer ses idées d'après son manuel de zoologie (91), la dernière publication où il ait traité ce sujet.

Pour lui tout le système nerveux des Polychètes dérive d'une ébauche embryonnaire unique. La « Scheitelplatte », plaque sincipitale de la larve, est l'origine de l'encéphale. Cette ébauche nerveuse possède plusieurs nerfs, dont les deux nerfs longitudinaux ventraux (p. 402). « La moelle ventrale qui dérive de l'ectoderme est à considérer aussi comme organe secondaire (1) mais se ramène à un prolongement des nerfs ventraux longitudinaux (2). Ces derniers en effectuent leur parcours séparément, forment dans la région du Prosoma les connectifs œsophagiens ; mais dans le Metasoma se rapprochent en général l'un de l'autre, sont reliés par des commissures transversales, et donnent naissance ainsi à la moelle ventrale. » Cette opinion de *Hatschek* est en contradiction trop manifeste avec les observations de tous les autres auteurs, et elle paraît trop n'être que la conséquence théorique de l'idée qu'il se fait de la

(1) On sait que pour cet auteur la Trochophore est l'ancêtre des Polychètes. Il veut dire par le mot « secondaire » que la chaîne ganglionnaire est un organe acquis par l'ancêtre trépanophore pendant son évolution phylogénétique.

(2) De la larve.

Trochophore et du lobe céphalique des Polychètes pour pouvoir être acceptée. Par contre, l'autre opinion concorde avec tout ce que nous avons pu établir sur la morphologie des Polychètes.

L'encéphale est donc un organe qui naît isolément de l'ectoderme de la région préorale de la Trochophore. Comme on a vu que c'est un organe complexe au point de vue anatomique, il s'agit de déterminer maintenant si sa complexité est primitive, c'est-à-dire si elle a son origine dans la manière dont il se développe. On ne trouve beaucoup de détails à ce sujet que dans le travail célèbre de *Kleinenberg* (86) sur le *Lopadorhynchus* et les *Phyllodociens*. Cet auteur constate que l'apparition des organes des sens précède celle des masses nerveuses. Les cellules qui forment les premiers se multiplient en profondeur et donnent naissance à plusieurs centres nerveux qui ne se mettent en communication les uns avec les autres que secondairement. Vers le sommet de l'ombrelle (région préorale) apparaît un groupe de cellules ciliées, le « Scheitelorgan », organe larvaire qui disparaît dans la suite mais dont les cellules nerveuses formeront un noyau autour duquel viendront se placer les autres centres. A côté du « Scheitelorgan » naissent les « Scheitelantennen », appendices qui vont disparaître aussi, tandis que leurs cellules nerveuses nées en profondeur vont former les « vordere Lappen ». Viennent ensuite les « vordere und hintere Antennen », quatre appendices qui vont persister chez l'adulte. Ils forment en profondeur les « hintere Lappen (Kopfganglion ou Antennengehirn) » et ne se mettent que postérieurement en communication avec les « vordere Lappen ». Les « hintere Antennen » se forment au bord d'une région que l'auteur appelle « Sinnesplatte ». Au bord opposé de cette dernière se forment les « Wimpergruben » qui donneront chacune naissance en profondeur à une masse nerveuse, se divisant plus tard en deux ganglions : l'un s'accolera au « hintere Lappen », l'autre formera le ganglion de l'organe vibratile de l'adulte.

Rien n'est plus facile que d'appliquer la nomenclature que j'ai proposée, à cet exposé fait avec les termes de *Kleinenberg*. On pourra de cette manière du premier coup d'œil constater les homologies, qui du

reste sont tellement évidentes qu'il est inutile d'entrer dans de longues explications.

1° Le cerveau antérieur (vordere Lappen) naît de deux ébauches nerveuses produites par les deux palpes (Scheitelantennen). Ces derniers sont des organes ancestraux qui ont disparu chez l'adulte.

2° Le cerveau moyen (hintere Lappen) naît de plusieurs ébauches produites par les quatre antennes (et les yeux chez les *Phyllodo-ciens*) auxquelles viennent s'ajouter les cellules nerveuses du bouquet apical de cils (Scheitelorgane).

3° Le cerveau postérieur naît de deux ébauches produites par les deux organes nucaux (Wimpergruben).

Les ébauches des cerveaux moyen, antérieur et postérieur ne se mettent que postérieurement en communication les unes avec les autres. L'auteur affirme que les centres nerveux différents naissent avant les commissures qui les réunissent.

La division de l'encéphale en trois régions distinctes est donc justifiée non seulement par l'anatomie, mais par l'embryogénie.

Les autres auteurs n'ont malheureusement pas suivi avec autant de détail la formation de l'encéphale. Tous cependant présentent la plaque sincipitale comme l'origine de cet organe mais sans avoir suivi de très près son développement. Voici cependant quelques faits confirmatifs de l'opinion de Kleinenberg.

Salensky (82, p. 358-359) constate que chez *Psygmobranchus* les yeux apparaissent avant le ganglion céphalique.

Meyer (88, p. 566-568) chez *Psymobranchus* aussi, constate chez la larve segmentée l'apparition indépendante.

a) D'une paire de ganglions supérieurs, en arrière des yeux et sous une paire d'amas de cellules arrondies qu'il considère comme des rudiments de « Wimperorgane ». C'est le cerveau postérieur.

b) De deux ganglions unis aux deux ébauches des branchies. C'est le cerveau antérieur.

c) D'une masse ganglionnaire antérieure, en communication étroite avec le front, donnant plus tard les nerfs frontaux et les nerfs optiques. C'est le cerveau moyen.

HÄCKER (94, p. 258-259), dans son étude du développement de la

Polynoe n'est pas entré dans de grands développements à propos du cerveau. Il a pu constater cependant un fait, qu'il exprime de la manière suivante : « Es würde sich also hier um eine Entstehung der Gehirnmasse aus drei Gesonderten Partien haudeln ».

Comme on l'a vu, les ébauches des trois cerveaux sont d'abord isolés et ne se relient entre elles que secondairement. Il paraît ne pas en être de même pour les ébauches des ganglions d'un même cerveau. Cela s'explique très bien si l'on admet que les cerveaux ont été produits par les surfaces épidermiques nommées aires sensitives. Il n'y a rien d'étonnant à ce que le développement du *Lopadorhynchus*, des *Phyllodociens* et du *Psymbranchus* n'ait pas pu donner des résultats concluants à ce sujet, ces formes étant très évoluées ; leurs larves ont en même temps subi une adaptation très complète à la vie pélagique. Chez les formes évoluées la naissance des appendices et de leur ganglion a dû se faire à des stades de plus en plus jeunes du développement, suivant une loi générale en embryogénie. Ce fait a pu masquer jusqu'à un certain point la disposition primitive. Aussi voit-on les cerveaux antérieur et postérieur se former de deux ébauches chacun, ou du moins de deux groupes très visibles de cellules nerveuses, attirant facilement l'attention des observateurs, mais il n'est pas dit que des cellules nerveuses isolées ne se trouvent pas aussi entre et autour des deux groupements cellulaires. Il en est de même pour le cerveau moyen, qui paraît formé par un grand nombre d'ébauches, produites par les organes tactiles et visuels. Rien n'empêche que ces ébauches ne fassent partie du même blastème sensitivo-nerveux et qu'elles ne soient que des points où les cellules nerveuses soient plus nombreuses que dans le reste de l'ébauche.

Ce qui précède, il ne faut pas se le dissimuler, n'est que l'application des faits généraux tirés de l'anatomie comparée (Chapitre II) et de l'histologie du lobe céphalique (Chapitre IV). Les faits embryogéniques connus n'infirmant pas cette manière de voir ; ils ne lui apportent pas non plus des preuves bien précises. On conviendra cependant que les études embryogéniques sont encore trop insuffisantes pour permettre de juger définitivement la question.

§ 4. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le corps des Polychètes est formé de trois régions non homologues mais d'égale valeur morphologique :

1° LE LOBE CÉPHALIQUE, situé à l'extrémité antérieure et caractérisé par :

a) La présence :

De trois régions sensitivo-nerveuses dorsale et antérieure, formées d'une part par des aires sensitives et par des organes sensitifs spécialisés, et d'autre part par des centres nerveux. [Le tableau (1) ci-joint montre la disposition et la composition de ces régions.] — D'appendices pouvant être en nombre impair. — D'une cavité générale secondaire ne dérivant pas de somites mésodermiques propres, mais formée par l'extension de la cavité des somites mésodermiques qui appartiennent au premier segment somatique (2). — D'un système musculaire disposé autrement que dans le soma.

b) L'absence :

De segmentation vraie. — De parapodes et de soies. — D'intestin. — De néphridies. — D'organes génitaux.

2° LE SOMA, région intermédiaire caractérisée par :

a) La présence :

De segments montrant une tendance, jamais complètement réalisée, à l'homodynamie aussi bien externe qu'interne. Tous les segments sans exception sont pourvus à l'état adulte ou l'ont été pendant un stade de leur développement phylogénétique ou ontogénique de bulbes sétigères et de soies. — De parapodes et de soies. — D'appendices segmentaires toujours en nombre pair. — De muscles longitudinaux, et de dissépiments métamériques. — D'une chaîne nerveuse ganglionnaire située du côté ventral. — D'otocystes. — D'un tube digestif

(1) Ce tableau n'a pas la prétention de donner toutes les modalités des appendices. Il en montre quelques-unes seulement à titre d'exemple. — Pour la justification des termes employés, consulter l'introduction du travail de *Pruvot et Racovitza* (95).

(2) Voir Meyer (90), p. 299, note 1.

I. — RÉGION PALPAIRE [Fonctions tactiles et gusta- tives(?)]	Aire palpaire.	Fossettes gustatives.....	palpes massifs { de deux.. { Au nombre { de quatre. {	Au nombre { de deux.. { tous massifs..... deux massifs et deux arti- culés..... { non articulés..... divisés en palpostyle et palpophore.....	Halla. Eurythoe. Euphrosyne. Eunice. Hyalinocia. Polygordius. Podarke. Clymene. Nereis. Eurythoe.
Cerveau antérieur.	{	{	{	{	{

Lobe céphalique.

II. — RÉGION SINCIPIALE [Fonctions visuelles et tactiles]	Aire sincipitale.	Sans organes des sens spécialisés.....	yeux.....	au nombre de deux.....	Lambriconereis. Aleyopa. Chrysopetalum.
Cerveau moyen.	{	{	{	{	{

III. — RÉGION NUCALE [Fonctions olfactives(?)]	Aire nucule. Cerveau postérieur.	Sans organes des sens spécialisés.....	Sans organes des sens spécialisés.....	Pamathé. Clymene.

et de la bouche, orifice situé à l'extrémité antérieure du premier segment. — D'une cavité générale formée par des somites mésodermiques pairs pour chaque segment. — De néphridies. — D'organes génitaux.

b) L'absence :

De centres nerveux dorsaux.

3° Le PYGIDIUM, région située à l'extrémité postérieure et caractérisée par :

a) La présence :

De l'anus, orifice situé typiquement du côté dorsal. — D'appendices cirriformes (urites) dont le nombre peut être impair. — D'un système musculaire disposé autrement que dans le soma.

b) Par l'absence :

De segmentation vraie. — De parapodes et de soies. — De néphridies. — D'organes génitaux.

Le lobe céphalique, le soma et le pygidium des Polychètes ont été hérités comme tels de la forme souche (animal turbellariforme) (?), mais la division du soma en segments doit être considérée comme secondaire ; autrement dit : le soma ne s'est pas formé par la disposition d'une série de segments bout à bout (bourgeonnement, strobilation, scissiparité), mais par la subdivision due à des causes mécaniques d'une région non segmentée.

La Trochophore ne reproduit pas la forme des animaux qui ont été la souche des Polychètes. Sa forme et sa structure doivent être considérées comme le résultat de l'adaptation de l'embryon à la vie pélagique, par conséquent, plus une forme larvaire de Polychètes se rapproche de la Trochophore type, plus elle est modifiée et plus elle est éloignée de la souche probable de ces animaux. Quoi qu'il en soit à cet égard, toutes les larves des Polychètes se laissent partager en trois régions.

1° RÉGION PRÉORALE (Prostomium), contenant la plaque sincipitale et les autres ébauches de l'encéphale. Cette région forme le lobe céphalique de l'adulte.

2° RÉGION POSTORALE (Métastomium), contenant l'ébauche ventrale

de la chaîne ganglionnaire, le pronephros (1), l'otocyste et la bouche. Cette région forme le soma de l'adulte.

3° RÉGION PÉRIPROCTALE (Périprocte) contenant l'anús. Cette région formera le pygidium de l'adulte.

Du fait que la Trochophore est une forme secondaire, on peut conclure que les « Archiannélides » ne sont pas des formes archaïques, mais des formes rétrogradées, comme le montrent aussi certains points de leur organisation. Il faut chercher les formes primitives parmi les Polychètes errantes, parce qu'en dehors d'autres considérations, nous y incite la présence chez ces formes de parapodes se rapprochant le plus du parapode biramé pourvu de cirres, auquel se ramènent des appendices segmentaires de toutes les Polychètes. On doit cependant tenir compte de la considération suivante : les Polychètes sont des formes géologiquement très anciennes, il est donc plus que probable que tous les représentants actuels de cette classe sont très différents de la forme souche par suite d'adaptations variées.

De la non homologie des trois régions qui constituent les Polychètes résulte que la théorie de la colonie animale ou du Cormus est inexacte pour ces animaux (2) et doit être complètement abandonnée (3).

(1) Je préfère ce terme, car rein céphalique est un terme inexact dérivant de la fausse interprétation du metasoma.

(2) Il est très probable que les Polychètes ont des liens génétiques avec les animaux segmentés (vertébrés y compris). Tout ce qui vient d'être dit plus haut pour les premiers s'appliquerait donc aux seconds. Je me hâte cependant d'ajouter que le lobe céphalique des Polychètes ne correspond pas entièrement à la « tête » des Arthropodes et des Vertébrés. Leur tête en effet est formée d'une partie homologue du lobe céphalique des Polychètes, plus un certain nombre de segments somatiques. La bouche est, par suite, située dans la tête des Arthropodes, mais non dans le lobe céphalique des Polychètes.

(3) Elle est tout aussi inapplicable au Cestodes comme l'a montré Claus (89) et elle est rendue tout à fait inutile pour expliquer le passage des Protozoaires aux Métazoaires par la lumineuse et bien plus satisfaisante hypothèse de Sedgwick (86, p. 205-206). Je ne vois vraiment pas ce qui lui reste si ce n'est une certaine force acquise qui ne la fera pas disparaître aussi vite qu'elle le mérite.

CHAPITRE II

ANATOMIE ET MORPHOLOGIE DU LOBE CÉPHALIQUE ET DE L'ENCÉPHALE DES AMPHINOMIENS, PALMYRIENS, LYCORIDIENS ET MALDANIENS.

I. — Famille des **Amphinomiens**.

A. — **Lobe céphalique**.

§ 1. — HISTORIQUE (1)

BRUGIÈRE (1792, p. 45) est le créateur du genre *Amphinome*. Il y plaça quatre Polychètes décrites par Palas qui les avait groupées dans ses Aphrodites. Dans la description, Brugière mentionne bien les antennes et la caroncule, seulement il n'est pas possible de comprendre quelle idée du lobe céphalique se faisaient cet auteur et les auteurs précédents.

SAVIGNY (20, p. 57) caractérise la famille des Amphinomiens par : yeux au nombre de deux ou quatre, des « antennes médiocres, généralement en nombre complet : les mitoyennes et les extérieures manquent « quelquefois ; l'antenne impaire qui existe toujours est insérée sur le « devant d'une caroncule supérieure ou coronule, dont la base s'étend assez « constamment par derrière jusqu'au troisième ou quatrième anneau du « corps ».

AUDOUIN ET MILNE-EDWARDS (34, p. 114) constatent, que « la tête présente « une disposition analogue à ce que nous avons vu dans notre genre « *Sigalion*, c'est-à-dire qu'elle est refoulée en arrière et en général dépassée « par les pieds de la première paire qui se rapprochent de la ligne médiane « et se portent directement en avant ». On trouve en outre quatre yeux, en

(1) Je n'ai malheureusement pas pu me procurer STANNIUS. Ueber den innern Bau der *Amphinome rostrata*, 1831, et GRUBE. *De Pleione carunculata*, 1837.

général cinq antennes, dont la médiane existe quelquefois seule. Immédiatement en arrière se trouve la caroncule.

GRUBE (50 p. 39) croit que la caroncule est un organe appartenant en commun à cinq segments buccaux.

KINBERG (57, p. 11) considère le lobe céphalique comme pourvu d'un tentacule, deux antennes, deux palpes antenniformes et une caroncule. Il est le premier qui ait établi une distinction entre les appendices.

SCHMARDA (61, p. 134) attribue aux Amphinomiens 1, 4, 5 ou 7 « tentacula » et place la caroncule dans le dos des segmentarum oralium ».

QUATREFAGES (65, t. I, p. 383-384), s'exprime de la manière suivante : « La tête est toujours proportionnellement fort petite et plus ou moins dissimulée au milieu des premiers anneaux qui croissent rapidement en largeur comme chez les Aphroditiens. Comme chez ces derniers aussi, ces anneaux se portent obliquement en avant jusqu'au delà de la bouche, si bien que celle-ci se trouve placée, dans certaines espèces, au niveau de la quatrième ou cinquième paire de pieds.

« La tête peut être pourvue ou dépourvue d'appendices. En général ceux-ci sont au nombre de cinq. Tous ont été considérés comme étant des antennes. Mais à cause de la petitesse des parties, même sur les grands individus, et de la fusion presque complète de l'anneau buccal avec les parties voisines, il est difficile, à ne juger que par l'extérieur, de savoir si cette détermination est juste. Il est nécessaire, ici, d'avoir recours à l'anatomie et de s'assurer de l'origine des nerfs aboutissant à ces appendices.

« Or, les recherches de Stannius ne peuvent laisser de doute à ce sujet. Les appendices céphaliques externes reçoivent les nerfs du connectif. Les antennes externes des auteurs sont donc, en réalité, des tentacules, les internes seules méritent le nom qu'on leur a donné.

« Indépendamment des appendices ordinaires, la tête des Amphinomiens porte assez souvent un repli cutané en forme de crête plus ou moins compliquée, qui s'étend sur un certain nombre d'anneaux suivants. On a donné le nom de caroncule (caruncula) à cet appendice qui manque chez toutes les espèces à pieds uniramés. En outre, la tête est parfois reliée à la bouche par un double bourrelet charnu en forme de V renversé qui doit jouer le rôle de lèvre. »

BAIRD (70, p. 216) soutient que les animaux de cette famille possèdent une caroncule sur le dos du segment buccal ou céphalique ; quatre yeux et cinq antennes comme les Aphroditiens ; c'est-à-dire une antenne médiane deux internes et deux externes. Plus bas cependant il admet la terminologie de Kinberg déjà exposée,

GRUBE (78, p. 1-2) après avoir exposé les divergences qui existent entre les auteurs sur la valeur des appendices et sur la définition du lobe céphalique dans cette famille, émet le premier l'opinion que dans les genres *Chloeia* et *Amphinome*, par exemple, le lobe céphalique est composé des parties suivantes : la caroncule, une petite plaque dorsale de forme carrée portant les deux paires d'yeux et l'antenne impaire, est un mamelon ovale qui s'étend jusqu'à la bouche du côté neutre et qui est séparé sur le milieu de cette face en deux moitiés par un sillon. Cette dernière partie supporte les antennes paires et les « sub-tentacula ». L'auteur est donc arrivé, d'une manière pour ainsi dire empirique, à la conception exacte.

RACOVITZA (94) constate que le lobe céphalique des Amphinomiens dans sa plus grande complication est pourvu d'une antenne impaire, deux paires d'yeux, deux antennes paires, une caroncule et deux palpes. Les antennes externes des auteurs sont considérées comme des cirres tentaculaires, sur la foi de Quatrefages qui affirme qu'ils sont innervés par le connectif. L'auteur rapporte ces organes au système nerveux, et par analogie avec ce qu'il a trouvé chez l'*Euphrosyne* il conclut à l'homologie des appendices des Amphinomiens avec les organes correspondants des autres Polychètes rapaces.

Il est visible, d'après le résumé qu'on vient de lire, que la plus grande confusion règne actuellement sur l'interprétation du lobe céphalique des Amphinomiens.

Pour élucider la question, il a été procédé à l'anatomie d'un type normal, l'*Eurythoë* et on a cherché à y rattacher les types anormaux *Euphrosine* et *Spinther*. Cette étude aurait beaucoup gagné à ce que plus de types normaux ou anormaux puissent être étudiés, mais les matériaux en bon état sont très rares, ce groupe comprenant surtout des formes exotiques. Du reste l'*Eurythoë* est un bon type moyen et les résultats obtenus par son étude peuvent légitimement être étendus aux autres formes normales de la famille.

§ 2. — TYPE NORMAL

Eurythoë cf. borealis Sars (1).

Planche I, fig. 1-6.

Historique. — KINBERG (57, p. 13) caractérise son nouveau genre *Eurythoë* par un lobe céphalique grand et arrondi, une caroncule de petite dimension et finement lobée, des antennes et des palpes naissant du premier segment. Il faut faire observer que Kinberg appelle le lobe céphalique premier segment.

SARS M. (62, p. 58-59) attribue à l'*Eurythoë borealis* un lobe céphalique arrondi, quatre yeux et une antenne impaire. Il dit que les antennes paires et les palpes sont placés sur le segment buccal, montrant ainsi qu'il considère la région inférieure du lobe céphalique comme un segment différent du lobe céphalique.

HORST (86, p. 162-163) nomme tous les appendices de l'*Eurythoë alcyonia* des tentacules et parle « d'un segment buccal qui ne participerait pas à la limitation de l'ouverture buccale, car sa partie basale ne s'étend qu'au milieu de la face latérale du lobe céphalique » ; ce passage est absolument incompréhensible.

EHLERS (87, p. 29-30) considère tous les appendices de l'*Eurythoë complanata* comme des « Fühler » et nomme les palpes situés en avant de la bouche « Mundpolster ».

Extérieur. — Le lobe céphalique (fig. 1 à 3) chez les deux échantillons jeunes que j'ai eus à ma disposition était bien visible à l'extrémité antérieure du corps. Vu du côté dorsal son contour était pentagonal, sa région antérieure tronquée formant la base du pentagone. On y distingue à première vue deux régions, qu'on désignera d'après leur position, la région supérieure et la région inférieure du lobe céphalique.

La *région inférieure du lobe céphalique* (Lc.i) vue d'en haut

(1) Cette espèce sera étudiée au point de vue spécifique dans les « Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls », de Pruvot et moi, en cours de publication dans les « Archives de zoologie expérimentale ».

ou du côté ventral, présente un contour pentagonal. Elle est coupée transversalement en avant par une ligne droite et forme une pointe aiguë en arrière ; de profil (fig. 3) cette région présente un contour plus ou moins ovalaire et une crête médiane qui dans les vues d'en haut ou du côté ventral lui donne la forme de pentagone. Sur la face dorsale (fig. 1) se trouve un sillon longitudinal, peu profond, situé exactement sur la ligne médiane et qui disparaît sur le bord antérieur. Sur la face ventrale (fig. 2) il y a aussi un sillon médian, plus marqué en arrière et terminé non loin du bord antérieur, mais il est plus profond que celui de la face dorsale. Ce sillon divise la région inférieure en deux moitiés, se présentant comme des coussinets renflés très bien limités, surtout de leur côté postérieur où ils forment la limite antérieure de la bouche. Ces appendices sont les palpes (*P*).

La *région supérieure du lobe céphalique* (*Lc.s*) se présente sous la forme d'un coussinet épais de forme carrée, reposant sur la face dorsale et la moitié postérieure de la région inférieure du lobe céphalique. Cette région s'élève nettement au-dessus de l'autre région et en est délimitée par un sillon qui est bien marqué sur toutes les quatre faces.

A chacun des angles se trouve un *œil*. De ces quatre organes deux antérieurs (*Oe.p*) sont très gros, trois ou quatre fois plus grands que les yeux postérieurs (*Oe.p*) ; tous les quatre sont pourvus de cristallin.

Entre les deux yeux postérieurs et sur la ligne médiane s'élève un petit appendice de forme conique dépourvu de cératophore. C'est l'*antenne impaire* (*Ai*). Deux autres appendices, de moitié plus longs, sont situés sur la région inférieure du lobe céphalique, un peu en avant des yeux antérieurs ; ils sont dépourvus de cératophores, plus renflés à la base que vers le sommet où ils présentent une légère trace d'articulation. Ce sont les *antennes paires* (*Ae*). Deux autres appendices sont situés sur la même région, mais un peu plus en arrière et plus du côté ventral. Ils ont la même forme que les antennes paires, la même articulation indistincte au sommet, ils sont aussi dépourvus de cératophores, seulement leur longueur dépasse de

moitié celle des antennes paires. Ce sont les *stylodes des palpes* (*P.st.*) (1).

En arrière de l'antenne impaire et s'étendant jusqu'au troisième segment se trouve la *caroncule* ou *organe nuczal* (*Org.N.*), dont la longueur égale celle du lobe céphalique tout entier. C'est une crête arrondie, très surélevée au-dessus de la face dorsale des segments.

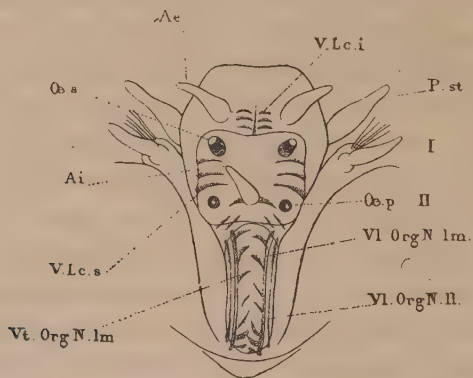


FIG. 4. — *Eurythoe* cf. *borealis* (Sars). — Contour de l'extrémité antérieure avec sa situation des bandes ciliées. Gr. 54 d.

Ae, antenne externe ; *Ai*, antenne impaire ; *Oe.a*, œil antérieur ; *Oe.p*, œil postérieur ; *P.st*, stylode du palpe ; *V.Lc.i*, sillon vibratile de la région inférieure du globe céphalique ; *V.Lc.s*, sillon vibratile de la région supérieure du lobe céphalique ; *Vt.Org.N.lm*, sillon vibratile transversal du lobe moyen de l'organe nuczal ; *Vl.Org.N.lm*, sillon vibratile longitudinal du lobe moyen de l'organe nuczal ; *Vl.Org.N.ll*, sillon vibratile longitudinal du lobe latéral de l'organe nuczal ; *I* et *II*, les deux premiers segments.

Ses extrémités antérieures et postérieures plongent en avant et en arrière. Sa surface paraît lisse, à l'exception d'un sillon longitudinal et latéral, de chaque côté, qui la divise en trois portions : une supérieure impaire et médiane (*Org N. lm*) reposant sur les portions paires latérales et inférieures (*Org N. ll.*) et dont les côtés débordent sous la portion impaire. Cet organe est parcouru de petits sillons ciliés (fig. 4, texte) dont la disposition est tout à fait régulière. Le lobe

(1) PRUVOT et RACOVITZA (95) désignent sous le nom de *stylode* toute production purement épidermique pleine et à nerf central.

médian de la caroncule est parcouru dans toute sa longueur par une gouttière de chaque côté. Chacun des lobes inférieurs est parcouru aussi par une gouttière longitudinale parallèle à celle du lobe médian. Outre ces quatre gouttières ciliées, la face dorsale du lobe médian présente dix à quatorze petites gouttières ciliées (*Vt. OrgN. lm.*) en forme d'arc de cercle plus profondes et mieux fournies en cils sur le milieu de l'arc que sur les bords. Ces petites gouttières sont disposées en deux rangées longitudinales alternes et imbriquées.

Cette appareil cilié ne se borne pas seulement à la caroncule ; la région supérieure du lobe céphalique est pourvue de quatre gouttières postérieures, deux de chaque côté de la ligne médiane, de deux gouttières antennaires, une de chaque côté de l'antenne impaire et de six gouttières inter-oculaires, parallèles, entre les grands et les petits yeux, de chaque côté de la ligne médiane. La région inférieure du lobe céphalique ne possède que six de ces appareils, trois de chaque côté de la ligne médiane, entre le bord antérieur de la région supérieure du lobe céphalique et les antennes paires.

Anatomie (fig. 4-6). — Les régions inférieures et supérieures du lobe céphalique sont limitées par l'épiderme, qui a une épaisseur plus ou moins grande suivant la présence ou l'absence des organes des sens. Il limite un espace occupé par des muscles, par la cavité générale céphalique et par les différentes masses de l'encéphale.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) occupe en entier la région supérieure du lobe céphalique (*Lc. s*) et la portion supérieure et postérieure de la région inférieure (*Lc. i*). Sa forme, d'après ce qu'on peut en juger sur les coupes, est assez irrégulière et son aspect est mamelonné. Il donne naissance à un certain nombre de ganglions sur les côtés et en son milieu, mais c'est en ce dernier endroit que son épaisseur est la plus grande. Il forme d'abord quatre ganglions optiques dont les deux correspondant aux yeux antérieurs (*Goe. a*) sont naturellement plus grands. Un petit lobe médian et postérieur, plutôt un simple renflement, fournit le nerf de l'antenne impaire (*Ai*), qui est entièrement dépourvue de cérotophore, comme les autres appendices du reste. En

dessous des lobes optiques antérieurs se trouve l'origine des nerfs des antennes paires; les connectifs prennent naissance dans la partie inférieure et postérieure du ganglion. Comme toujours le ganglion est formé par une couche corticale, surtout dorsale, de cellules nerveuses, ici de petite taille, et par la substance ponctuée occupant le centre et la portion ventrale.

Le *cerveau antérieur* (Ca) forme deux masses latérales situées en dessous et sur les côtés du cerveau moyen. La substance ponctuée centrale et les petites cellules corticales s'unissent sur la ligne médiane à la masse ponctuée et à la couche corticale du cerveau moyen. Chacune des masses du cerveau antérieur donne en dehors un nerf pour les stylodes des palpes. En dedans et un peu en arrière ces masses envoient quelques fibres dans les connectifs. Beaucoup plus vers la ligne médiane et tout à fait en avant, la substance centrale de chaque lobe se prolonge en un très gros nerf (Np) qui, arrivé à la base de l'épiderme très épaissi des palpes, s'irradie en une nappe fibrillaire fournissant des fibres nerveuses aux nombreuses cellules sensibles qui existent dans ces palpes.

Le *cerveau postérieur* (Cp) s'étend en arrière des deux cerveaux décrits précédemment; il a la forme d'une masse mamelonnée, formée par de très grosses cellules s'étendant de chaque côté de la ligne médiane, en dessous et sur toute la longueur de la caroncule. Chacune des masses est parcourue par un nerf (Nn) très gros, représentant la masse ponctuée de ce lobe et en communication avec la substance ponctuée du cerveau moyen.

Rapport du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — Le lobe céphalique paraît à son bord postérieur (formé du côté dorsal par la caroncule et du côté ventral par les sommets aigus des palpes), enfoncé comme un coin entre les moitiés des premiers segments (fig. 2, I-III). Du côté dorsal en effet le troisième segment sétigère (III) est normal, mais le second et le premier (II et I), au lieu d'être situés dans un plan transversal, sont repliés en deux et leurs parapodes fortement reportées en avant. Les

deux moitiés du premier segment sont réduites à de simples bandes qui flanquent de chaque côté la caroncule. Elles paraissent interrompues sur la ligne médiane par cet organe, qui semble empiéter aussi sur la portion médiane très amincie du second segment.

Du côté ventral le même fait se produit pour les deux premiers segments qui ici paraissent tout à fait interrompus sur la ligne médiane, la solution de continuité étant produite par l'orifice buccal (B). La bouche paraît limitée en avant par le bord postérieur des palpes, en arrière par le bord antérieur du troisième segment (III) et sur les côtés par les moitiés gauches et droites des premier et second segments (I et II). Dans les descriptions spécifiques il est fait mention de ces faits et l'on trouve continuellement les phrases suivantes :

Caroncule s'étendant jusqu'à tel segment. Bouche limitée par troisième, quatrième, cinquième segment.

Ces rapports variables du lobe céphalique avec les premiers segments du corps sont très curieux et très rares parmi les Polychètes. Malgré cela aucun auteur ne met en doute leur réalité, mais aucun non plus ne cherche à l'expliquer. Pourtant cette manière de concevoir le rapport du lobe céphalique et des premiers segments chez les Amphinomiens est radicalement fausse et ne repose que sur une simple apparence. Chez ces animaux, comme chez tous les autres Polychètes, l'organe nucal est situé sur la face postérieure du lobe céphalique et ne dépasse pas la limite du premier segment. La bouche est située sous le lobe céphalique et son bord postérieur est comme toujours formé par le bord antérieur du premier segment.

Il est seulement difficile à première vue, de retrouver les rapports normaux chez l'*Eurythoë*, car les deux moitiés des deux premiers segments ont subi une torsion en avant. Leurs régions médianes, aussi bien du côté dorsal que du côté ventral, étant restées sur place, ont dû s'étirer considérablement et contourner aussi bien l'orifice buccal que la partie postérieure de l'organe nucal. Cette partie médiane amincie et étirée se voit très bien sur la face dorsale du second segment. Elle est moins prononcée pour le premier. Sur la face ventrale les deux parties médianes des deux premiers segments se sont enfoncées à l'intérieur du plancher postérieur du vestibule buccal.

Sur des coupes longitudinales on retrouve parfaitement les soi-disant solutions de continuité qui séparent les deux moitiés des deux premiers segments.

Résumé. — Le lobe céphalique des *Eurythoë* est formé de trois régions sensitivo-nerveuses pourvues d'organes spéciaux. La *région sincipitale* pourvue d'un centre nerveux spécial, le cerveau moyen, qui innerve : quatre yeux, une antenne impaire et deux antennes paires.

La *région palpaire* est pourvue d'une masse nerveuse, le *cerveau antérieur* qui fournit deux nerfs pour les palpes et de petites branches pour les stylodes des palpes.

La *région nucale* est pourvue d'une masse cérébrale, le *cerveau postérieur* qui fournit des nerfs à l'organe nuchal, la caroncule.

Les rapports du lobe céphalique avec les autres segments du corps sont normaux, car il est limité en arrière par le bord antérieur du premier segment et sur la face ventrale il forme la limite antérieure de la bouche. Cet orifice est limité en arrière, et comme toujours, par le bord antérieur du premier segment.

§ 3. — TYPES ABERRANTS

1° *Euphrosyne Audouini* (Costa).

Planches I et II, fig. 7-13.

a) Lobe céphalique.

Historique. — SAVIGNY (20, p. 63) dans la caractéristique de son nouveau genre *Euphrosyne* dit : « yeux distincts au nombre de deux séparés par le devant de la caroncule. Antennes incomplètes, les moyennes nulles, l'impaire tubulée, les extérieures nulles », « tête très droite et très rejetée en arrière, fendue par-dessous en deux lobes saillants sous les pieds antérieurs et garnie par-dessus d'une caroncule déprimée qui se prolonge jusqu'à quatre ou cinq segments ».

SARS M. (50, p. 211) est le premier qui ait attribué le nombre réel d'appen-

dices et d'yeux à une espèce de ce genre. Il caractérise en effet l'*E. Armadillo* par deux yeux et une antenne supérieures, deux yeux inférieurs et deux autres antennes terminales.

Les auteurs postérieurs partagent pour la plupart l'erreur de Savigny. Il est inutile de les citer tous, en voici quelques exemples :

GRUBE (63, p. 39-40), en décrivant l'*E. mediterranea* mentionne les antennes paires et émet l'avis que toutes les autres Euphrosines doivent en être pourvues. Ces appendices ont dû échapper aux observateurs à cause de leur petitesse et de la difficulté qu'on a à les voir. Grube trouve aussi les yeux inférieurs, seulement il n'ose pas donner son opinion sur leur valeur.

EHLERS (64, p. 67 et s.) donne une étude détaillée de l'*E. racemosa*. Il ne paraît pas s'être fait une idée claire du lobe céphalique. D'après ce qu'on peut comprendre, il considère la caroncule comme la partie principale de ce dernier. Il décrit un prolongement massif et antérieur de la caroncule qui sépare en deux le premier segment ; ce qui le prouve, c'est que les yeux supérieurs sont aussi visibles du côté ventral, montrant ainsi qu'il croit que les yeux inférieurs ne sont que des prolongements des yeux supérieurs. Ce qui démontre, dit-il aussi, que la caroncule est l'analogue d'un lobe céphalique, c'est, outre la présence des yeux, la présence des deux antennes rudimentaires. Les palpes qu'il appelle « Oberlippen » ne sont pas considérées comme appartenant à la caroncule, c'est-à-dire au lobe céphalique.

EHLERS (87, p. 31-32) donne la description d'une *Euphrosine* très intéressante qu'il nomme *E. triloba*. Cet animal, pourvu comme d'ordinaire de deux yeux dorsaux et de deux yeux ventraux, possède une antenne impaire, pas d'antenne paire, et en avant de la bouche des « Platten » ; ce qui est remarquable dans cette espèce, c'est la caroncule, qui est divisée en trois lobes complètement séparés et cylindriques.

Mc INTOSH (94, p. 55-57) constate que les Euphrosines n'ont pas été étudiées par les procédés techniques modernes et se propose de compléter cette lacune. D'après ce que j'ai pu comprendre d'une description très peu claire, accompagnée de figures représentant des coupes non orientées et aussi peu histologiques que possible, l'auteur considère la caroncule comme représentant le lobe céphalique. Pourtant un peu plus loin il constate que les yeux sont placés à côté de la caroncule et même très loin, ce qui ferait penser que le lobe céphalique est formé par quelque chose de plus que la caroncule. Il dit à propos des yeux que s'il y a une paire dorsale et une paire ventrale c'est que les premiers servent comme organe de vision du côté dorsal, les autres sont placés de manière à ce que l'animal s'en serve du côté ventral ! Il parle de l'homologie de la caron-

cule des Euphrosines avec le tentacule impair et unique de *Spinther*, faisant ainsi d'un appendice l'homologue du lobe céphalique tout entier.

RACOVITZA (94) étudie l'innervation des différents organes qui se trouvent à l'extrémité antérieure des Euphrosynes et arrive à démontrer l'homologie parfaite de ces organes avec ceux des Amphinomiens en particulier et des Polychètes rapaces en général.

Extérieur (fig. 7-8). — L'extrémité antérieure du corps chez cette espèce est terminée en biseau, la face supérieure et la face inférieure s'inclinant l'une vers l'autre. Sur les côtés, sont des groupes de branchies et des soies, de sorte qu'il ne reste aux extrémités terminales que la partie médiane qui soit dépourvue d'appendices. Cette partie est occupée, du côté antérieur, jusqu'au niveau du cinquième segment, par la partie céphalique de l'animal.

Du côté dorsal (fig. 7) on aperçoit une grosse masse (*Org N*) s'étendant du second jusqu'au cinquième segment. En avant de celle-ci un appendice cirriforme impair (*Ai*), flanqué de chaque côté d'un gros œil (*Oe.p*) ; en avant, une crête aplatie qui contourne l'extrémité antérieure pour passer sur la face ventrale. Pas très loin de l'extrémité sur cette face, se voient encore deux taches pigmentées (fig. 8, *Oe,a*), en arrière de celles-ci deux appendices (*Ae*), de chaque côté de la ligne médiane et plus en avant, s'étendant jusqu'à l'orifice buccal, deux gros coussinets arrondis (*P*).

Nous allons reprendre en détail chacune de ces parties.

Les deux taches pigmentées dorsales comme les deux ventrales, ce sont les quatre yeux de l'animal. Les deux yeux dorsaux sont plus gros que les yeux ventraux, mais tous les quatre sont pourvus de cristallin. Entre les yeux dorsaux se trouve un appendice qui n'est autre que l'*antenne impaire*. De forme cylindrique, cet appendice très épais, sans cératophores, est surmonté d'un petit article terminal en forme de bouton. Les deux appendices ventraux sont les *antennes paires* ; beaucoup plus minces que l'antenne impaire, elles atteignent à peine la moitié de sa longueur. Entre l'antenne impaire et les coussinets prébuccaux se trouve une crête aplatie, en forme de bandelette, contournant l'extrémité antérieure et pourvue d'un très léger

renflement médian et longitudinal. Cette bandelette est une partie de la *région sincipitale* très déformée.

Sur la face ventrale et limitant la bouche (B) en avant, sont les deux coussinets arrondis charnus qui ne sont autres que les *palpes* (P). En arrière de l'antenne impaire et sur la ligne médiane, s'étendant jusqu'au cinquième segment, se trouve une crête très élevée et charnue, l'*organe nuchal* ou la *caroncule* (OrgN). Le profil (fig. 8) de l'organe laisse apercevoir un contour supérieur formé par une ligne courbe, les extrémités de la ligne s'inclinant fortement en avant et en arrière. Un sillon très profond situé de chaque côté et près de la base divise l'organe en trois lobes, dont l'un supérieur et médian (OrgN.lm) est plus gros que les deux lobes latéraux (OrgN.ll) aplatis, et le dépassant latéralement. En coupe transversale l'organe aurait la forme d'un trèfle à trois branches. A la surface de l'organe se trouvent les *gouttières ciliées* (Vb) dont la disposition est constante chez tous les échantillons de cette espèce. Le lobe médian est pourvu de deux gouttières de chaque côté ; ces appareils parcourent toute sa longueur, et les deux qui se trouvent d'un même côté sont d'abord parallèles, puis tendent à converger du côté antérieur. Chacun des lobes latéraux antérieurs possède deux gouttières longitudinales, l'une en dedans du sillon de séparation, l'autre sur la face externe du lobe. Cette dernière contourne l'œil et passe ininterrompue sur la région sincipitale, qu'elle parcourt dans toute sa longueur en passant sur sa face ventrale, et elle ne s'arrête qu'en avant des yeux inférieurs.

Anatomie. (fig. 9-13). — Dans cette partie de l'extrémité antérieure du corps que nous avons décrite comme lobe céphalique, on retrouve les mêmes éléments constitutifs que chez la forme normale.

L'épiderme est plus ou moins épaissi suivant que ses cellules se sont transformées en organes des sens ou en organes glandulaires, ou qu'elles remplissent simplement un rôle protecteur comme sur les autres parties du corps. A l'intérieur se trouve une cavité très divisée, le coelome du lobe céphalique. On y trouve aussi des muscles, l'encéphale et des glandes.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) forme une grosse masse antérieure, de forme irrégulière et pourvue de ganglions nombreux. Il y a deux ganglions dorsaux, les ganglions optiques supérieurs, entre lesquels et un peu avant, se trouve un petit renflement d'où part le nerf de l'antenne impaire (*Nai*); du côté ventral prennent naissance les ganglions optiques des yeux inférieurs. Un peu en arrière de ces lobes se détachent les deux nerfs des antennes impaires (*Nae*); en avant dans cette partie qui correspond à l'extrémité terminale du lobe céphalique, le cerveau moyen est en communication avec tout l'épiderme de la région sincipitale. En arrière, à l'opposé de ce point, sont deux lobes très gros mais peu proéminents. C'est sur les flancs du cerveau moyen que prennent naissance les connectifs (*Cntf*). Ces fortes branches nerveuses ont un parcours presque horizontal jusqu'à la réunion avec la chaîne ventrale (*Ch. g*). La région centrale du cerveau moyen est formée par de la substance ponctuée; la région corticale est occupée par des cellules de petite taille, à l'exception de l'endroit où prennent naissance les connectifs, où l'on trouve des cellules géantes. La région postérieure du cerveau, celle qui forme les deux lobes peu proéminents, contient un pigment jaunâtre (*pg*).

Le *cerveau antérieur* (*Ca*) est tout à fait ventral; il ne peut être extérieurement séparé du cerveau moyen, avec lequel il ne paraît ne former qu'une seule masse. Le gros nerf ventral (*Np*) qui se rend aux palpes de chaque côté de la ligne médiane indique cependant son existence. La communication de la substance ponctuée qui en occupe le centre avec la substance ponctuée correspondante du cerveau moyen se fait sur un large espace; il en est de même pour la couche corticale des cellules ganglionnaires, qui sont aussi de petite taille. Quelques faisceaux de fibres s'en vont dans le connectif (*Cntf*). Les palpes (*P*) ont une paroi très épaisse et les cellules sensibles de forme très allongée y sont nombreuses. Les cellules glandulaires ont pris un développement tellement considérable qu'elles ont donné lieu à la formation d'un véritable organe (*Gl. P*); leur base renflée s'est en effet énormément allongée et a pénétré dans la cavité générale en refoulant le péritoine. Les cellules de chaque palpe se sont ainsi

réunies dans une masse plurilobée, située de chaque côté de la ligne médiane et en arrière du cerveau. Le péritoine refoulé leur constitue une membrane commune, mais chaque cellule a gardé son orifice externe primitif débouchant à la surface des palpes.

Le *cerveau postérieur* (*Cp*) se présente comme deux masses arrondies, très bien délimitées, situées au-dessus du cerveau moyen. Elles communiquent en avant avec ce dernier, mais sont libres en arrière et du côté dorsal. C'est de ce côté aussi que chacune des masses donne un nerf très gros (*Nn*) qui, très vite, se divise en deux branches dont l'inférieure (*Nn. i*) innerve le lobe latéral de la caroncule, et la supérieure (*Nn. s*) la moitié correspondante du lobe impair de la caroncule. Ces deux nerfs, au moment où ils se séparent l'un de l'autre, se recourbent brusquement en angle droit.

Le pigment (*pg*) jaune dont j'ai signalé la présence dans le cerveau moyen est ici extrêmement abondant et forme une calotte hémisphérique à l'extrémité postérieure de chacun des lobes.

Rapport du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — Si chez l'*Eurythoë* cette question présentait quelque difficulté, la difficulté est bien plus grande dans le cas de l'*Euphrosyne*. Le lobe céphalique paraît, suivant l'expression d'Ehlers, comme un coin enfoncé entre les segments, les séparant complètement en deux parties égales. Du côté dorsal (fig. 7) le premier segment (I) est réduit à une petite bande tout à fait antérieure, l'axe de ces parapodes étant parallèle au plan sagittal du corps ; la même disposition est réalisée, avec moins de netteté pourtant, dans le second segment (II). Les troisième et quatrième (III et IV) chez les jeunes et même le cinquième chez l'adulte ont leurs deux moitiés plus ou moins obliques, mais cependant se rapprochent plus de la forme normale. Le cinquième chez les jeunes et le sixième chez les adultes est tout à fait normal et ne présente pas de solution de continuité. Sur la face ventrale le même phénomène se présente ; les deux moitiés du second segment, mais surtout celles du premier, ont leur plan presque parallèle au plan sagittal du corps. Ces deux segments paraissent séparés au

milieu par les palpes ; les troisième et quatrième sont interrompus dans leur milieu par la bouche qui arrive jusqu'au cinquième segment, en empiétant même légèrement sur ce dernier.

Les rapports du lobe céphalique avec les premiers segments tels qu'ils viennent d'être exposés ne sont que les rapports apparents. En réalité, les premiers segments anormaux contournent simplement le bord postérieur de l'organe nucal sur la face dorsale et l'orifice buccal sur la face ventrale. Sur des coupes longitudinales on voit parfaitement la paroi postérieure de l'organe nucal en continuation directe avec la paroi dorsale des segments. Cette dernière partie a été simplement étirée et très amincie, mais, morphologiquement, l'organe nucal se trouve, ici comme partout ailleurs, à la limite antérieure du premier segment et sur la face postérieure du lobe céphalique.

Il en est de même, sur la face ventrale, pour la bouche. Il est facile de voir que le milieu du quatrième segment et la partie antérieure de la région moyenne du cinquième se sont plissés longitudinalement, ont perdu leur sillon intersegmentaire et se sont enfoncés dans le vestibule buccal. Les trois premiers segments ont subi la même modification, mais d'une manière plus complète.

Ce qui prouve encore l'exactitude de cette interprétation, c'est qu'ils reçoivent leurs nerfs de la grosse masse sous-œsophagienne (résultant de la coalescence de plusieurs ganglions), chose qui ne pourrait arriver si réellement les segments étaient interrompus sur leur ligne médiane. Il est donc certain que la bouche a conservé ses rapports ordinaires et qu'elle est, comme toujours, limitée en avant par la région palpaire et en arrière par le bord antérieur du premier segment.

Comparaison du lobe céphalique des Euphrosyne avec celui des Eurythoë. — Il est facile de voir, d'après ce qui vient d'être dit, que les différences présentées par les deux genres se font sentir dans la situation et la forme respective des organes et non dans leur valeur morphologique. Dans les deux cas on a une région sincipitale,

pourvue de quatre yeux et de trois antennes ; seulement cette région est divisée en deux chez *Eurythoë*, elle a la forme d'une bandelette contourrant l'extrémité antérieure du corps chez *Euphrosyne*. Chez cette dernière aussi, une partie de la région antérieure, au lieu de rester dorsale est devenue ventrale, mais les organes ont gardé entre eux les mêmes rapports que chez *Eurythoë*.

L'antenne impaire est toujours entre les yeux postérieurs. Les antennes paires sont toujours en avant des yeux antérieurs ; dans le cas de l'*Euphrosyne*, des yeux ventraux. Il s'est produit chez cette dernière forme, un très fort allongement de la partie de la région sincipitale, qui correspond chez *Eurythoë* à l'espace compris entre les quatre yeux. Ces changements, mais aussi cette constance dans les rapports de différentes parties, se manifestent aussi dans le cerveau moyen d'*Euphrosyne*. La partie moyenne a subi un étirement en rapport avec l'étirement de l'aire sincipitale qu'elle doit innerver ; mais les lobes et les nerfs ont gardé les mêmes connections que chez *Eurythoë*.

La région palpaire d'*Euphrosyne* a subi une notable réduction si on la compare à celle d'*Eurythoë*, mais en revanche les palpes qui la représentent en son entier chez la première, sont mieux individualisés et mieux séparés de la région sincipitale. Les stylodes des palpes manquent chez *Euphrosyne*. Le cerveau antérieur, par contre, est intimement soudé au cerveau moyen chez *Euphrosyne*, il est plus réduit que chez *Eurythoë* et au lieu d'être inférieur et antérieur, il est devenu tout à fait ventral et postérieur.

La région nucale est presque identique dans les deux genres, les caroncules sont divisées par deux sillons dans un cas comme dans l'autre, seulement la division est plus prononcée chez *Euphrosyne*. Si cette dernière a en plus deux gouttières ciliées sur le lobe médian et une gouttière sur chaque lobe latéral, il lui manque les petits sillons en forme d'arc qui se trouvent sur la face supérieure du lobe moyen de la caroncule d'*Eurythoë*. Les différentes petites gouttières ciliées qui chez cette dernière sillonnaient les deux régions du lobe céphalique, sont remplacées chez *Euphrosyne* par deux

gouttières parallèles qui sillonnent toute la région sincipitale. Le cerveau postérieur présente des différences plus considérables qui cependant n'empêchent pas la stricte homologation de cette région dans les deux genres. Il forme une masse compacte, bilobée, donnant deux troncs nerveux très nets chez *Euphrosyne*; il est à l'état diffus, pour ainsi dire, chez *Eurythoë*. Cette différence doit être attribuée à une différence dans le degré d'organisation, le ganglion diffus représentant un stade plus primitif que le ganglion concentré et nettement individualisé. Il reste à signaler la différence de position. Il est en effet nettement postérieur chez *Eurythoë* et nettement supérieur et dorsal chez *Euphrosyne*, mais en cela cet organe n'a fait que suivre la torsion générale subie par tout le lobe céphalique.

Causes de la déformation du lobe céphalique de l'*Euphrosyne*.

— J'ai noté dans la description d'*Eurythoë*, que les parapodes antérieurs tendent à placer leur axe parallèlement au plan sagittal du corps, et on a pu voir aussi, que chez cette espèce le milieu de la face ventrale et dorsale des premiers segments a subi une notable réduction. Cette position des parapodes est très favorable aux Polychètes qui ont à fouir dans la vase, qui doivent creuser des galeries, comme c'est le cas pour *Eurythoë*. La tendance bien manifeste dans ce genre n'a fait que s'accroître chez l'*Euphrosyne*, mais pour une cause probablement différente à celle qui lui a donné naissance. Le genre *Euphrosyne*, dérivé de formes fouisseuses, est devenu un animal habitant les excavations des roches et incapable de fouir; mais la tendance acquise héréditairement de sa souche originelle a été augmentée par la vie sédentaire que mène l'animal. Lang (88) a montré que tous les animaux fixés tendent à prendre une symétrie radiaire, et dans le cas présent, le redressement des parapodes en avant ne peut être que favorable à l'animal qui peut présenter ainsi aux ennemis une surface entièrement hérissée de piquants. A l'extrémité postérieure le même phénomène s'est produit, mais en sens inverse; aussi sur toute la surface de l'animal se trouvent disposés les piquants aigus et calcaires. Il va sans dire qu'il faut prendre cette explication pour

ce qu'elle vaut, c'est-à-dire pour très incertaine, étant donné le peu d'observations qu'on a encore à ce sujet sur les Amphinomiens.

Résumé. — Le lobe céphalique des Euphrosynes est formé par trois régions sensibles nerveuses : Une *région sincipitale* en forme de bandelette allongée faisant le tour de l'extrémité antérieure du corps ; à cause de cette situation ses organes sont placés sur le dos et sur la face ventrale. Il y a en effet une antenne impaire située entre et un peu en avant d'une paire d'yeux, ceux-ci du côté dorsal, et du côté ventral une autre paire d'yeux, et plus en arrière deux antennes paires. Le cerveau moyen est allongé et antérieur, il donne du côté dorsal deux nerfs optiques et le nerf de l'antenne impaire, et du côté ventral deux nerfs optiques aussi et deux nerfs antennaires.

La *région palpaire* est limitée aux palpes qui reçoivent chacune un nerf très gros du cerveau antérieur ici ventral et postérieur.

La *région nucale* supporte un organe nuchal ou *caroncule*, trilobé, dont le lobe médian est pourvu de quatre gouttières ciliées longitudinales, et chacun des lobes latéraux de deux gouttières dont l'externe se continue sur la région sincipitale jusqu'aux yeux ventraux. Le cerveau postérieur est ici supérieur et formé par deux lobes bien délimités qui fournissent chacun un nerf pour l'organe nuchal, nerf qui se divise en deux troncs parallèles.

Les rapports du lobe céphalique ainsi constitué, avec les autres segments, sont les rapports normaux que cet organe possède chez tous les Polychètes. L'apparence contraire est due au redressement en avant des parapodes des quatre ou cinq premiers segments. Comparé avec le lobe céphalique d'*Eurythoë*, le lobe céphalique d'*Euphrosyne* montre la plus stricte homologie. Les différences sont peu considérables, les plus fortes étant la situation un peu autre des différentes parties et l'absence de stylodes palpaire chez cette dernière.

Les modifications présentées par le lobe céphalique des Euphrosynes ont été attribuées, avec quelque doute il est vrai, d'abord à la tendance héréditaire acquise, de la forme souche, tendance qu'on a pu

constater aussi chez l'*Eurythoë* et qui se manifeste par le redressement des parapodes antérieurs. Cette disposition héréditaire a pu être augmentée par la vie sédentaire que mènent les Euphrosynes. Quoi qu'il en soit, le genre *Euphrosyne* doit être considéré comme l'aboutissant de l'évolution d'un rameau de la famille des Amphinomiens.

b) Position systématique du Genre Euphrosyne.

SAVIGNY (20, p. 15), le créateur du genre *Euphrosyne*, le classe dans la famille des *Amphinomiens* qui rentre dans l'ordre des *Annélides Néréidées*.

Cette manière de voir est partagée par presque tous les auteurs jusqu'à l'époque actuelle à l'exception de quelques-uns énumérés ci-après.

WILLIAMS (51 p. 174) cite dans son Rapport, à propos du liquide sanguin, entre autres familles, la famille des *Euphrosynidés*. C'est pour la première fois qu'on rencontre ce nom de famille, mais cet auteur n'en a pas donné de caractéristique. C'est avec juste titre qu'on donne la paternité de la famille à

KINBERG (58, p. 14). Cet auteur, qui ne paraît pas avoir eu connaissance de la mention de Williams, caractérise la famille de la manière suivante : « Lobus cephalicus compressus ; antennæ et palpi nulli ; branchiæ in segmento quoque plures ; pedes cristæformes, transversa ». Cette caractéristique, comme on peut voir, est tout à fait inexacte.

SARS (62, p. 58) n'accepte pas la nouvelle famille. Il soutient avec raison que les différences présentées par les parapodes et les branchies sont insuffisantes pour séparer les Euphrosynes des Amphinomiens, et les autres caractères que donne Kinberg, c'est-à-dire l'absence de palpes et d'antennes, reposent sur une inexacte observation et non sur les dispositions réelles. Ces considérations sont tellement probantes que

KINBERG (67, p. 83-91) revient sur son opinion et fait des Euphrosynes un simple genre d'Amphinomiens.

MALINGREN (67, p. 127) place aussi le *Spinther* dans la famille des Euphrosynidés.

Malgré la rétractation de Kinberg, certains auteurs ont continué à classer les Euphrosynes à part ; cependant la majorité n'a pas admis cette famille. Parmi les derniers auteurs qui se sont occupés de la question,

LEVINSEN (84, p. 123) admet la famille des Euphrosynidés, mais en ajou-

tant que c'est dans un but plutôt pratique, et y place comme Malmgren le genre *Spinther*.

MAC INTOSH (85, p. 1) maintient la famille des Euphrosynidés et donne comme diagnostic « leur forme courte, ovoïde, rendue épineuse par des soies caractéristiques, les rangées de branchies dorsales et la tête caronculée ».

On a vu dans la partie consacrée à l'anatomie du lobe céphalique qu'il fallait considérer les *Euphrosyne* comme un rameau du tronc des Amphinomiens, évolué dans une direction très définie. *Euphrosyne* nous présente une forme adaptative très spécialisée qui ne peut être considérée, étant complètement isolée, comme le commencement d'un groupe, ce qui justifierait plus ou moins sa séparation des Amphinomiens. C'est une forme complètement isolée puisque, comme on le verra plus tard, *Spinther* n'a aucune relation directe avec elle.

Il nous semble donc inutile et même fâcheux de séparer les *Euphrosyne*, et de détruire ainsi la limitation très naturelle de la famille des Amphinomiens.

Ces résultats systématiques qu'on peut tirer de l'étude du lobe céphalique, sont confirmés par l'étude des autres organes ; il n'y a pas lieu ici d'insister sur ce sujet, notre étude se bornant autant que possible au lobe céphalique.

2° *Spinther miniaceus* Grube.

Planche III, fig. 22-26.

a) Lobe céphalique.

Historique. — V. GRAFF (88) a fait une monographie systématique et anatomique de tous les *Spinther* connus ; on y trouvera aussi l'historique très complet de la question, ce qui me dispense de le refaire ici.

V. Graff décrit à l'extrémité antérieure du corps une raie médiane nue, sur laquelle, du côté dorsal, se trouve le tentacule et juste en dessous, sur la face ventrale, la bouche. Les segments ayant la forme de coins, cet

orifice est situé en réalité en arrière du premier segment terminal et à contour triangulaire et non pas dans le troisième segment comme cela paraît à première vue.

Le cerveau qui est situé en dessous du tentacule est formé par trois lobes antérieurs et trois lobes postérieurs. Le lobe impair antérieur fournit les deux nerfs optiques, les lobes latéraux les connectifs. Les deux nerfs pharyngiens prennent naissance chacun dans le lobe médian postérieur.

La coupe du tentacule montre une ressemblance assez grande avec la coupe des lamelles dorsales, seulement l'épiderme est bien moins délimité du côté interne et la cavité interne du tentacule est remplie de tissu conjonctif. Des muscles, provenant des septa dorso-ventraux du segment céphalique, pénètrent à l'intérieur du tentacule et en font un organe très contractile.

La forme elliptique des *Spinther*, comme celle d'*Euphrosyne* et comme celle des *Myzostoma*, qu'il considère comme voisine des premières, est due au genre de vie sédentaire de ces animaux.

MAC INTOSH (94, p. 57) prétend que la caroncule des *Euphrosyne* est l'homologue du tentacule des *Spinther*, seulement la structure de ce dernier est moins complexe.

RACOVITZA (94) soutient que chez les *Spinther* les palpes, les antennes paires et la caroncule des Amphinomiens ont disparu et que seule l'antenne impaire persiste. Le genre *Spinther* n'a de commun avec *Euphrosyne* que la dérivation d'Amphinomiens à corps allongé, mais leur filiation n'est pas directe. Il admet l'opinion de v. Graff que la forme elliptique de ces animaux est dérivée d'une forme allongée, et il admet aussi que c'est la vie sédentaire qui a amené ces changements.

Extérieur (fig. 22-23). — Le *Spinther miniacieus* a une forme presque régulièrement elliptique, et suivant l'expression de v. Graff, les lames dorsales forment du côté antérieur et postérieur deux points de convergence, les foyers de l'ellipse. Le grand axe est cependant dépourvu de lames ; il forme une bande unie sur la ligne médiane dorsale, sur laquelle se trouvent situés l'antenne (fig. 22, Ai) avec les yeux de l'animal. Cet appendice, qui décèle à l'extérieur la présence d'un lobe céphalique, est situé un peu en arrière de l'extrémité antérieure, entre le prolongement de la seconde et de la troisième lame dorsale. Il présente un sommet conique, un milieu légèrement renflé,

et une base un peu rétrécie ; très mobile, cet appendice rabattu en avant, arrive jusqu'à la base de la première lame. Quatre yeux sont situés à l'endroit où il s'insère sur la paroi dorsale ; deux situés en avant (*Oe. a*) et deux autres situés en arrière de sa base. En avant de l'appendice, l'espace sans lamelles contourne l'extrémité antérieure et va jusqu'à la bouche. A sa surface, à partir d'une certaine distance de l'extrémité antérieure sur la face dorsale, et sur toute son étendue à la face ventrale se trouvent disposés des bouquets de cils (fig. 24, *Vf.*) que ni v. Graff, ni les auteurs antérieurs ne mentionnent. Ces petits appareils ont une disposition très régulière ; ils forment des rangées transversales successives qui sont plus importantes du côté ventral que du côté dorsal. La bouche (fig. 23 *B*) est située en face du troisième parapode. Elle est pourvue, en avant et en arrière, d'une lèvre formée par un épaissement de l'épiderme.

C'est tout ce qu'on peut constater à l'extérieur ; nous allons passer maintenant à l'étude anatomique de cette région.

Anatomie (fig. 24-26). — L'encéphale (*C*) est situé avant et en dessous de l'appendice impair. Il est pourvu de lobes nombreux qui lui donnent une apparence bosselée. On peut y distinguer une partie centrale formant sa masse principale. Cette partie, située en avant de l'appendice impair, forme du côté antérieur une proéminence, à bord antérieur obtus, qui du côté postérieur et inférieur se prolonge en deux gros lobes se continuant à leur tour par les connectifs (*Cntf*). En haut et en arrière, cette masse centrale forme quatre lobes bien développés, les quatre lobes optiques. Entre les lobes optiques antérieurs et lobes optiques postérieurs, un nerf bien développé se rend de chaque côté à l'appendice impair (*Ai*). Du côté tout à fait postérieur et en dedans des lobes optiques, deux autres petits lobes se résolvent en deux nerfs pharyngiens.

Les cellules ganglionnaires forment dans le cerveau ainsi constitué une enveloppe antérieure, supérieure et latérale ; la substance ponctuée est surtout développée en arrière et en bas.

Les yeux sont tous les quatre pourvus de cristallin. A leur

limite postérieure, s'effectue le contact avec le lobe optique, ce qui fait qu'à cet endroit le cerveau est en relation directe avec l'épiderme. Le nerf optique qui occupe le centre du lobe est excessivement court.

Le tentacule (*At*) est creux, sa paroi est formée de cellules de soutien et de cellules glandulaires, avec, à la partie inférieure, une accumulation de cellules nerveuses. C'est au fond une structure identique à celle d'une paroi d'organe sensitif quelconque. L'extrémité possède une paroi beaucoup plus épaisse, et les cellules qui la composent sont très allongées et prennent tout à fait le caractère des cellules qui forment les antennes ou les cirrostyles des autres Polychètes. Les cellules de la paroi forment comme toujours une membrane basale, qui ici n'a pas acquis encore une individualité bien marquée, car les fibres qui la composent forment un tissu lâche. La cavité interne de l'appendice communique avec la cavité générale céphalique, et donc aussi avec la cavité générale du corps. Cette communication cependant est presque virtuelle, car la cavité est remplie par un tissu (*Fm. Mo*) ayant l'apparence parenchymateuse, que v. Graff a appelé tissu conjonctif. C'est un tissu formé de fibres ramifiées, accolées les unes aux autres, et formant des mailles irrégulières. Tous ces filaments prennent leur origine, par trois ou quatre, autour d'une partie allongée contenant un noyau. Regardé de plus près, on voit que cet enchevêtrement n'est produit que par l'état de contraction dans lequel se trouve l'appendice impair, et que la disposition des fibres est en réalité régulière. On voit en effet chaque élément cellulaire filamenteux qui forme le soi-disant tissu conjonctif, s'unir d'un côté à la membrane basale au moyen de filaments qui s'intriquent avec les filaments des cellules épidermiques, et d'un autre côté, ces éléments se réunissent en petits groupes de plus en plus nets vers la base de l'appendice. A ce moment, ils forment deux faisceaux (*Fs. Mo*), assez larges, situés en dedans des lobes optiques postérieurs et passant entre ces derniers. Ils embrassent la partie postérieure du cerveau et vont s'insérer de chaque côté de la trompe sur des plis du vestibule buccal. Dans le trajet, à partir du cerveau jusqu'à leur

insertion externe, ces fibres de grêles et incolores qu'elles étaient dans l'appendice impair, deviennent plus épaisses et sont fortement colorées par l'éosine. Les noyaux plus petits et légèrement ovalaires à l'intérieur de la cavité tentaculaire, sont très allongés et très grands à l'extérieur.

La description qu'on vient de lire et les figures qui accompagnent ce mémoire feront immédiatement comprendre que ce tissu n'est pas du tissu conjonctif comme le veut v. Graff, mais que c'est un amas de véritables fibres musculaires.

La structure des petites cupules ciliées qui forment des rangées à l'extrémité antérieure du sillon céphalique, est extrêmement simple. On remarque sur des coupes (fig. 26) passant à travers la cupule que la cuticule s'amincit beaucoup pour laisser passer les cils vibratiles que fournit une grosse cellule, pourvue d'un noyau très grand et complètement rond. La chromatine est distribuée en toutes petites sphérules, les nucléoles manquent, le plasma est finement granulé. Ces cellules, qui forment les cupules ciliées, sont bordées tout autour par les cellules de soutien ordinaires de l'épiderme. Les cellules de soutien sont beaucoup plus minces et possèdent un noyau ovale, à chromatine distribuée en grains grossiers.

En dedans de la crête céphalique, lorsqu'on a dépassé l'épiderme avec ses cellules ciliées, on ne trouve sur la basale que des fibres musculaires formant surtout du côté antérieur, un treillis serré. Les éléments musculaires ressemblent assez aux fins éléments que nous avons appris à connaître à l'intérieur de la cavité tentaculaire.

Je tiens à signaler encore de petits amas de pigment qui se trouvent dans l'épiderme en avant de la bouche. Chaque amas est formé par des sphérules jaunes, intimement accolées ensemble, sphérules qui, à l'exception de la couleur, n'ont rien de commun comme aspect avec le pigment oculaire. La signification de ces amas de pigment m'est complètement inconnue.

Rapport du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — V. Graff considère les segments comme ayant la forme

de coins. Il compte un segment antérieur dépourvu de lames dorsales qui serait le premier segment du corps ; c'est en arrière de ce segment que se trouverait la bouche.

Cette conception n'est pas tout à fait exacte. Le « premier segment » n'a pas en réalité la forme de coin, et puis, c'est une partie du lobe céphalique comme on le verra plus tard. Le premier segment du corps est pourvu, comme tous les autres, de deux lames dorsales, les deux moitiés droite et gauche sont dirigées en avant de manière à être presque parallèles à l'axe longitudinal du corps ; ces deux moitiés de segment ont bien la forme de coins. Les deux moitiés du second ont la même forme, mais sont placées un peu plus obliquement. La situation des deux moitiés du troisième segment est presque transversale et celle du quatrième l'est tout à fait. Plus les moitiés de segment se placent dans le plan transversal du corps et plus l'expression de segments en forme de coin devient inexacte. En effet, dans le quatrième segment par exemple, les deux moitiés s'unissent sur la ligne médiane suivant un espace assez considérable. Cet espace diminue dans les segments antérieurs, mais on ne doit pas moins considérer les deux moitiés de ces segments, non comme présentant une solution de continuité, mais comme réunis par un pont de substance aussi peu important qu'on voudra l'imaginer.

Revenons maintenant à ce que v. Graff appelle le « premier segment ».

Sur les coupes transversales on voit que ce « premier segment » est limité sur le côté, jusqu'aux environs de la bouche et du tentacule, par des tractus musculaires dorso-ventraux et par les bulbes sétigères du premier segment. Ces organes constituent deux parois parallèles limitant entre elles un espace en communication ouverte avec la cavité générale du corps ; souvent même les produits génitaux mâle et femelle y sont accumulés. Cette cavité contient plusieurs organes : d'abord tout à fait en avant des muscles qui suivent le contour de la paroi et d'autres qui croisent les premiers en formant des tractus obliques ; on trouve ensuite la poche pharyngienne (fig. 20, *Tr*) qui occupe strictement l'espace que nous avons décrit et qui s'étend

d'une certaine distance en arrière de l'extrémité antérieure, jusqu'en arrière du tentacule ; au-dessous de cet organe se trouve l'encéphale, qui, comme on sait, est placé en avant du tentacule. Rien de ce que nous avons décrit ne rentre dans la catégorie des organes pairs, même les muscles dont nous avons parlé forment une masse dont la disposition présente un centre unique. Il n'est donc pas possible de considérer cette région comme faisant partie de la région métamérique du corps. Il résulte de là que le premier segment vrai doit se trouver en dehors de cette région ; il faut donc le considérer comme ayant contourné cette partie, sa moitié postérieure s'étant étirée et très fortement amincie. Il en est de même des deuxième et troisième segments, mais dans une proportion beaucoup moindre ; comme nous l'avons déjà dit, le quatrième est normal. La vérification de ces interprétations peut être donnée aussi par l'étude des dissépiments musculaires, car elle mène exactement au même résultat.

Comparaison du lobe céphalique des *Spinther* avec celui des *Euphrosyne* et des *Eurythoë*. — Comme on a vu dans le chapitre précédent, le lobe céphalique du type normal, ainsi que celui du premier type anormal, était délimité de la façon suivante : latéralement par les sillons inter-segmentaires du premier segment ou de ses dissépiments et par les bulbes sétigères parapodiaux ; en arrière par le bord postérieur de l'organe nuchal considéré à son insertion et par la bouche. Si nous délimitons de la même manière la région antérieure, le « premier segment » de v. Graff, chez le *Spinther* nous obtenons une région comparable à celle mentionnée plus haut, mais qui présente cependant des différences importantes. On doit constater d'abord la disparition complète de toute la région sensitive antérieure ou région palpaire ; cette région sensitive a été remplacée par une région indifférente. La région nuchale a disparu de même et il n'en reste plus de trace, mais la région sincipitale existe, la présence des yeux suffit à le démontrer. Ces organes sont homologues sans difficulté avec les organes correspondants des autres Amphinomiens.

La question de l'appendice impair demande à être examinée de plus près. Comme on l'a déjà dit, c'est un appendice creux possédant à son intérieur un appareil musculaire très bien développé; il est donc plus qu'une simple antenne et ne peut être homologué, du moins en son entier, avec l'organe correspondant d'*Eurythoë*. Il peut être considéré comme le produit de l'étiement de la partie sincipitale qui se trouve située entre les quatre yeux. L'antenne impaire d'*Eurythoë* serait seulement l'homologue de la partie tout à fait supérieure, le faible cératostyle de cet organe; et la base représenterait toute la surface de la région supérieure du lobe céphalique d'*Eurythoë*. L'organe impair du *Spinther* serait homologue aussi avec tout le grand espace compris entre les yeux supérieurs et les yeux inférieurs d'*Euphrosyne*. Les muscles qui se trouvent dans l'organe, seraient naturellement homologues des muscles dorso-ventraux de la région sincipitale et la continuation de la même bande musculaire que nous avons décrite chez *Euphrosyne* à l'intérieur de la caroncule. La présence des gouttières ciliées sur le reste du lobe céphalique, maintenant nous pouvons l'appeler ainsi, montre que des restes de propriété sensitive se sont conservés dans cette région. Ces gouttières peuvent aisément être comparées aux gouttières qui se trouvent sur la région sincipitale aussi bien chez *Euphrosyne* que chez *Eurythoë*.

L'étude du cerveau conduit au même résultat; il n'est plus possible de retrouver ni le cerveau antérieur, ni le cerveau postérieur, seul le cerveau moyen est représenté et ses lobes ont gardé la même disposition que chez *Eurythoë* et que chez *Euphrosyne*. Les deux nerfs qui innervent l'appendice impair prennent leur origine entre les deux lobes optiques, ce qui justifie encore mieux l'interprétation donnée de cet appendice.

Causes de la déformation du lobe céphalique des *Spinther*. —

Les causes de cette transformation doivent être attribuées, comme pour *Euphrosyne*, à la vie sédentaire que mène l'animal. Vivant dans les oscules des *Esperella* et autres éponges, l'animal se fixe avec ses

crochets pointus et recourbés à la paroi du corps de son hôte et ne bouge plus de l'endroit qu'il a choisi. Sa nourriture est formée exclusivement de la chair de l'éponge, comme le montre la grande quantité de spicules qui remplissent son tube digestif. Cet animal est un vrai parasite et il a subi le sort commun de ses formes, c'est-à-dire une réduction très forte du système nerveux.

Nous avons assez insisté à propos d'*Euphrosyne* sur les conséquences de la vie sédentaire au point de vue de la symétrie radiaire pour ne plus avoir à y revenir.

Résumé. — Le lobe céphalique des *Spinther* a la forme d'une bande étroite limitée par les parapodes du premier segment qui se sont placés dans un plan parallèle au plan sagittal du corps. La région sincipitale est la seule région qui soit nettement représentée et elle porte quatre yeux situés à la base d'une antenne impaire pourvue d'un cérastotyle très peu développé et d'un cératophore constituant presque toute sa longueur. Sur le reste de la surface du lobe céphalique se trouvent des petites fossettes ciliées, probablement homologues des fossettes ciliées de la région sincipitale des autres Amphinomiens.

Le cerveau est réduit au cerveau moyen et il est pourvu de quatre lobes optiques et de deux nerfs antennaires. Les rapports du lobe céphalique avec les premiers segments du corps sont normaux, c'est-à-dire que la bouche est située toujours en arrière du lobe céphalique qui est limité en arrière, et côté dorsal, par le bord du premier segment.

La comparaison avec *Eurythoë* et *Euphrosyne* a montré d'un côté une ressemblance par l'homologie des régions sincipitales et une différence constituée par l'absence de région palpaire et nucale. Ces modifications sont dues à la vie sédentaire et parasitaire que mène cet animal.

b) Position systématique du genre *Spinther*.

JOHNSTON (45 p. 10) place les *Spinther* dans la famille des Aphroditiens, ce qui, dit-il, ne fait aucun doute. Il constate qu'ils sont dépourvus d'élytres, ce qui les rapproche du genre *Palmyra*.

SARS (50, p. 120) rapproche le *Spinther* des *Euphrosyne*.

GRUBE (50, p. 39) rapproche ce genre des Amphinomiens ou Chloræmiens.

SARS (62, p. 54) fait remarquer qu'il a été le premier à placer le genre *Spinther* parmi les Amphinomiens ; il considère les *Euphrosyne* comme la forme la plus rapprochée.

QUATREFAGES (65 a, p. 594) place le genre *Spinther* dans la famille des Chloræmiens parmi les Incerte sedis et le genre *Cryptonota* de Stimpson (*Cryptonota citrina* = *Spinther oniscoïdes* Johnston) comme Incerte sedis parmi les Amphinomiens.

Le même auteur (65, t. I, p. 486-487) répète la même chose pour le genre *Spinther* et place au même endroit (p. 412) le genre *Cryptonota*. Dans le t. II, p. 661, il maintient que les deux genres mentionnés plus haut sont différents.

CLAPARÈDE (65, p. 50) considère les trois genres *Cryptonota*, *Oniscosoma*, *Spinther* comme devant former un seul genre dont la place est à côté des *Euphrosyne* dans la famille des Amphinomiens.

QUATREFAGES (65 b, p. 277-279) maintient ses affirmations contre Claparède.

MALMGREEN (67, p. 1-2) place les *Spinther* dans la familles des *Euphrosynidés*.

M. INTOSH (77, p. 373) accepte la famille des *Euphrosynidés* comprenant aussi le genre *Spinther*.

V. GRAFF (88, p. 60-61) constate que le bord supérieur très irrégulier des lames dorsales du *Spinther* est un premier indice de leur division en branchies chez d'autres types, comme *Euphrosyne* par exemple. Cela donne à penser qu'il considère cette dernière comme dérivée du *Spinther*. Les différences extérieures qu'il constate entre les deux genres se présentent, d'après lui, dans les branchies et les épines dorsales, isolées chez l'une et réunies chez l'autre, et dans l'absence des parapodes charnus chez les *Euphrosyne*. Il constate pourtant que les connaissances que l'on a sur les *Euphrosyne* sont trop insuffisantes pour établir une filiation certaine.

RACOVITZA (94, p. 1227) affirme que le genre *Spinther* n'a de commun

avec le genre *Euphrosyne* que l'origine commune amphinomienne, mais qu'il n'y a aucune relation de descendance directe entre ces deux formes.

De tout ce qui a été dit plus haut sur le lobe céphalique et de tout ce qui ressort de l'étude des autres organes, étude sur laquelle nous n'avons pas à insister ici, il résulte clairement que les *Spinther* sont des Amphinomiens, aussi n'allons-nous pas discuter avec Quatrefages, qui s'est trompé en les rapprochant des *Chlorae-miens*. Il s'agit de résoudre une autre question, celle de leur parenté avec les *Euphrosyne*. On pourrait supposer que les tendances présentées par *Euphrosyne* au point de vue du redressement des pieds antérieurs se sont beaucoup plus accentuées chez les *Spinther*, étant données les modifications qu'on connaît. La position des yeux avec leur lobe optique et l'étirement de la région sincipitale d'*Euphrosyne* qu'on ne retrouve pas chez *Spinther* ne permet pas cette hypothèse. Si les *Spinther* dériveraient des *Euphrosyne*, ils ne pourraient pas avoir quatre yeux dorsaux et leur cerveau ne pourrait pas former une masse compacte, presque arrondie; il faut donc que les *Spinther* descendent d'un Amphinomien normal pourvu de quatre yeux dorsaux et d'un cerveau compact.

Quelle peut être cette forme? Pas plus que pour l'*Euphrosyne* nous ne prenons la responsabilité d'avoir une opinion sur ce sujet. D'abord parce que les matériaux sur les Amphinomiens nous manquent et ensuite parce que les travaux de nos devanciers sont absolument inutilisables à ce point de vue. Quoi qu'il en soit et pour nous résumer on peut dire que les *Spinther* sont des Amphinomiens qui n'ont pas de parenté directe avec les *Euphrosyne* mais les deux formes doivent descendre d'Amphinomiens normaux. Leur ressemblance extérieure n'est due qu'à une convergence produite par un genre de vie semblable.

Il n'est pas possible de créer pour l'une ou l'autre de ces formes une famille distincte. Il faut les laisser comme formes aberrantes parmi les Amphinomiens.

B. — Position systématique de la famille des Amphinomiens.

SAVIGNY (20), le créateur de la famille des Amphinomiens, la classe dans l'ordre des *Annélides Néréidées* (Polychètes rapaces ou errantes), où elle forme seule la seconde section de l'ordre.

AUDOUIN et MILNE-EDWARDS (34) placent les Amphinomiens près des Aphroditiens et sont souvent tentés, dans leur description, de comparer les deux familles.

L'immense majorité des annélidologues ont suivi les deux auteurs précédents, sans discuter sérieusement, il est vrai, la parenté de cette famille.

LEVINSEN (83, p. 180) est cependant d'un avis différent. Il groupe les familles de Polychètes en sections correspondantes à onze types différents. L'une des sections est constituée par les *Amphinomiformia* qu'il divise en : 1° *Amph. vera* (Famille des *Amphinomidae* et des *Euphrosynidae*), et 2° *Amph. arenicolina* (Famille des *Telethusa* et des *Scalibregmidæ*). La section est néanmoins placée à côté des *Aphroditeformia*. Ce rapprochement curieux et nullement justifié des Amphinomiens et des Arénicoles et Scalibregmidés paraît séduire :

EHLERS (87, p. 18), qui déclare qu'il ne peut se résoudre à mettre les Amphinomiens parmi les *Rapacia*, « Zu prüfen ist wohl noch näher die von Levinsen vorgeschlagene Verbindung der Amphinomeen mit Telethusen und Scalibregmiden ».

RACOVITZA (94) montre que le lobe céphalique des Amphinomiens est un lobe céphalique de *Rapace* typique.

EHLERS (95), tout en admettant cette conclusion, dit que : « Wenn sie (les Téléthusiens) überhaupt nähere Beziehungen zu den Amphinomiden « haben » ; ils (les Téléthusiens) pourraient être de formes rapaces ayant perdu leurs appendices.

Le lobe céphalique des Amphinomiens, tel qu'il vient d'être décrit dans la partie anatomique de ce travail, est un lobe céphalique de Polychète rapace typique. Cela ne peut faire l'ombre d'un doute. Quant à déterminer les liens génétiques qui unissent cette famille aux autres, cela n'est pas facile pour le moment. On est tenté de la rapprocher des Aphroditiens à cause de la constitution du lobe céphalique, des parapodes, de l'aspect général du corps, mais il faut bien se garder

d'étendre trop ces rapprochements. Tout ce qu'on peut dire c'est que la famille des Aphroditiens est celle *qui en diffère le moins*.

Malgré cela, il ne me paraît pas nécessaire de faire pour les Amphinomiens un sous-ordre distinct comme l'a fait Hatschek (93), car les Euniciens par exemple sont aussi différents des Aphroditiens que les Amphinomiens.

Quant au rapprochement avec les Arénicoles, *rien* ne le justifie. Les Arénicoles doivent être rapprochées des Maldaniens et non des Polychètes rapaces.

II. — Famille des **Palmyriens**.

Cette famille comprend cinq genres (*Dysponetus*, *Chrysopetalum*, *Palmyra*, *Bhawania*, *Paleanotus*) qui sont très différents les uns des autres. Il ne m'a été possible de me procurer que des échantillons de l'unique genre représenté dans la mer Méditerranée, le genre *Chrysopetalum*. La différence de ce dernier avec le genre *Palmyra* est si grande en ce qui concerne le lobe céphalique, à en juger du moins d'après les descriptions contradictoires et hésitantes des auteurs, que je me suis abstenu de comprendre dans ce chapitre toute la famille et je me borne, en supposant le *Chrysopetalum* comme une forme isolée, à étudier son lobe céphalique et à déduire les conséquences systématiques de cette étude. On verra plus tard si les conclusions peuvent s'appliquer aux autres genres ou si une organisation complètement différente fera distinguer les formes et disloquer cette famille qui, à part la présence de palées, ne peut être définie par aucun caractère général.

Chrysopetalum debile (Grube) (1).

Pl. III, f. 27. Planche IV, f. 28-33.

a) Lobe céphalique.

Historique. — GRUBE (55, p. 90-91) décrit sous le nom de *Palmyra debilis* n. s. une espèce de Polychète pourvu de palées représentant le premier Palmyrien trouvé dans les mers d'Europe. La description du lobe céphalique est donnée de la manière suivante : « Lobus cephalicus transverse ovalis, oculis 2 minimis, tentaculis 5 inferioribus 2 multo crassioribus articulo basilari insidentibus, superioribus 3 filiformis bassim versus tumidis ». Cette espèce trouvée à Nice est certainement la même que celle décrite par :

EHLERS (64, p. 81-82) sous le nom de *Chrysopetalum fragile*, n. g. n. s. Cet auteur décrit correctement le lobe céphalique et interprète exactement les appendices. Il n'a pas vu cependant l'organe nucal.

CLAPARÈDE (64, p. 123-127) décrit deux formes qu'il a trouvées à Port-Vendres et il donne comme caractéristique de la première *Palmyra* (Palmyrides) *Portus-Veneris* n. s. cinq antennes, et deux coussinets qui ne sont que les palpes d'Ehlers, et caractérise la seconde *Palmyra* (Palmyropsis) *Evelinae* n. s. par deux antennes paires et deux lobes frontaux tentaculiformes qui représentent aussi les palpes. Ces descriptions du lobe céphalique reposent manifestement sur des erreurs. Il ne peut y avoir doute pour moi qui ai examiné la faune des Annélides de Port-Vendres, que ces deux espèces de Claparède ne se confondent avec celles d'Ehlers provenant de l'Adriatique et celle de Grube qui vient de Nice. Quoi qu'il en soit, Claparède n'a pas vu non plus l'organe nucal.

QUATREFAGES (65, t. I, p. 296) ne veut absolument pas que les appendices inférieurs, très bien décrits et figurés par Ehlers, puissent être des palpes. Il imagine des comparaisons tout à fait illégitimes en disant qu'ils sont plutôt homologues « du gros cirrhe inférieur des premiers pieds des Palmyres », à moins que ce ne soit des tentacules, c'est-à-dire, d'après la nomenclature de l'auteur, des cirrhes tentaculaires, idée qui, étant donnée la position des appendices, est encore plus incorrecte que la première.

LANGERHANS (80, p. 278-279) fait observer que chez le *Chrysopetalum fragile* les yeux antérieurs sont plus grands que les postérieurs, et, voit pour la première fois l'organe nucal qu'il nomme « occipital Prominenz »,

(1) Est synonyme du *Chrysopetalum fragile* Ehlers.

mais sans en apercevoir les cils et sans se douter de sa valeur. Il décrit en même temps sous le nom de *Chrysopetalum cæcum* n. s. une espèce qui aurait un lobe céphalique dépourvu d'yeux et des palpes avec article basilaire. Il est fort douteux que cette forme soit une bonne espèce.

LANGERHANS (84, p. 254) trouve dans les palpes de *Chrysopetalum fragile*, près de leur extrémité, un organe pigmenté auquel se rend un nerf ; l'auteur n'hésite pas à dire que cet organe est un œil sans que sa position inusitée le fasse hésiter le moins du monde.

Extérieur (fig. 27-28). — Ni le lobe céphalique ni ses appendices ne sont visibles à l'extrémité antérieure du corps, car les palées forment une couverture complète à cette région du corps de l'animal ; mais si l'on enlève ces productions on aperçoit immédiatement le lobe céphalique de forme ovoïde, d'un quart plus long que large. Sa surface est bombée et ce qui frappe au premier abord ce sont quatre gros yeux disposés en une paire antérieure et une paire postérieure. La paire antérieure est plus rapprochée du bord antérieur que ne l'est la postérieure du bord correspondant. Les yeux de chaque paire se trouvent très rapprochés les uns des autres de chaque côté de la ligne médiane. Les antérieurs sont plus grands que les postérieurs, et leur axe optique est dirigé en avant et en dehors tandis que l'axe optique des yeux postérieurs est dirigé en haut. Un peu en arrière et entre les yeux antérieurs se trouve un court appendice conique, l'*antenne impaire* (Ai). En avant des yeux antérieurs et tout à fait sur le bord antérieur sont implantés deux appendices ayant plus de deux fois la longueur de l'antenne impaire, ce sont les *antennes paires* (Ae) qui ont une base renflée et un sommet effilé et muni d'une légère trace d'articulation due à la présence de poils sensitifs. Voici ce que l'on voit sur la face dorsale de l'extrémité antérieure. Sur la face ventrale on remarque une sorte de gouttière peu profonde qui aboutit entre les antennes paires. En arrière de ces appendices et un peu en dehors, sur les flancs de la gouttière, sont deux gros appendices (I') cylindriques à bords lisses et à sommet arrondi. L'extrémité en est très rétractile et alors on observe au sommet des appendices une légère dépression ; ces gros cylindres sont les *palpes*. La gouttière

que nous avons signalée plus haut, se continue jusqu'à la boucle (*B*) qui est limitée en arrière par un rebord triangulaire (*Q*) du 5^e segment, rebord qui forme comme une sorte de lèvre ou de clapet recouvrant l'orifice buccal.

Le lobe céphalique est encore complété par un lobe sphérique (*Org N*) situé du côté dorsal sur sa limite postérieure, juste en face de l'antenne impaire. Le diamètre de ce lobe est de moitié de la longueur de la tête. Une bande ciliée (*Vb*) très épaisse fait le tour de l'équateur de cet appendice sphérique qui n'est autre que l'*organe nuchal*. La bande ciliée pourvue de très grands cils, véritables flagella, est placée dans un plan transversal par rapport au corps. Une autre bande ciliée d'épaisseur beaucoup moindre s'étend transversalement sur toute la surface dorsale du lobe céphalique. Elle le divise en une moitié antérieure et une moitié postérieure.

Anatomie (fig. 29-33). — Le lobe céphalique contient l'encéphale des muscles et un prolongement de la cavité générale. Cette dernière est excessivement réduite et du côté dorsal et antérieur presque virtuelle. L'encéphale de cette espèce est très compacte, les différents lobes sont serrés les uns sur les autres, mais malgré cela les trois cerceaux que nous avons distingués sont d'une netteté parfaite.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) occupe toute la partie supérieure du lobe céphalique. On peut y distinguer vers sa partie moyenne deux lobes formés de petites cellules (*GA*) (1) qui sont en rapport avec les nerfs des antennes paires. Sur la ligne médiane entre les deux lobes se trouve le nerf de l'antenne impaire (*Nai*) et en avant, aussi bien qu'à l'arrière, deux ganglions optiques qui servent d'appareil nerveux aux

(1) Les ganglions spécialisés sont formés de très petites cellules, ou pour mieux dire de cellules pourvues de très peu de protoplasme, formées pour ainsi dire que par le noyau. Cela explique pourquoi les ganglions apparaissent comme des parties vivement colorées sur le reste de l'encéphale. Rohde les appelle « *Nervenkerne* », mais Haller a montré que ce sont de vraies cellules présentant tous les passages aux grandes cellules ganglionnaires. Je les désignerais sous le nom de petites cellules des ganglions spécialisés, car elles n'existent, avec leur caractère typique de forte coloration et d'absence à peu près complète de protoplasme, que dans ces ganglions.

quatre yeux de cette espèce. En avant des ganglions optiques antérieurs partent les nerfs des antennes paires.

Les trois appendices situés sur la région sincipitale sont de pure production épidermique. Les antennes n'ont donc pas de cératophore chez cette espèce.

La substance ponctuée se trouve située comme toujours dans la région ventrale. Elle envoie un prolongement dans les ganglions antennaires. Quant aux cellules qui forment la masse corticale des différents lobes de ce cerveau, elles sont de grande taille dans les lobes optiques, et dans la couche corticale proprement dite du cerveau, les cellules de petite taille ne se rencontrant que dans les ganglions antennaires.

Le *cerveau antérieur* (Ca) est caractérisé par la présence d'un ganglion palpaire (GP) de chaque côté. Il se trouve situé du côté tout à fait ventral du lobe céphalique. Seul le ganglion palpaire est bien individualisé, le reste du cerveau est en continuité d'une part avec le cerveau moyen et de l'autre avec l'épiderme par une masse formée de grandes cellules. Le ganglion palpaire présente un aspect pyriforme. Comme il est formé de petites cellules se colorant fortement, il tranche vivement sur le reste du cerveau, dont les éléments sont beaucoup plus pâles. Il est en communication au moyen d'une sorte de pédoncule formé par la substance ponctuée avec la partie centrale du cerveau moyen.

Le cerveau antérieur fournit un nerf puissant (Np) à l'appendice que nous avons nommé le palpe. Le nerf arrive d'une part dans la substance ponctuée du cerveau antérieur et de l'autre dans la masse fibreuse du ganglion palpaire.

Le palpe est formé par l'évagination de toute la paroi du corps, seulement le prolongement de la cavité générale qu'il contient est extrêmement réduit parce que toute sa paroi dorsale est très fortement épaissie et la remplit presque entièrement. La paroi ventrale, par contre, a gardé son épaisseur ordinaire. Le nerf du palpe est situé dans la paroi dorsale renflée de cet organe. Il est renforcé sur tout son parcours par les prolongements des cellules nerveuses épi-

dermiques dont la naissance et l'accumulation ont été la cause de l'épaississement de cette paroi. L'extrémité du palpe est légèrement renflée et en même temps formée de cellules épidermiques qui se sont très fortement allongées et dont le noyau est situé presque à la base. Cette région est probablement invaginable, en tout cas de minces fibres musculaires ont été aperçues dans l'étroite cavité du palpe.

La substance ponctuée médiane et ventrale du cerveau antérieur communique largement avec la substance ponctuée du cerveau moyen.

Le *cerveau postérieur* n'est pas très distinct chez cette espèce, mais il occupe sa position normale en arrière du cerveau moyen dont il ne paraît former qu'une annexe, mais on le reconnaît surtout facilement aux grosses cellules qui constituent sa couche corticale. Il émet de chaque côté de la lignemédiane un nerf (*Nn*) qui se dirige en haut et qui pénètre dans l'organe nucal. Le nerf arrive dans la substance ponctuée centrale qui communique librement avec celle du cerveau moyen. Les cellules formant la couche corticale sont des cellules de grande taille et celles qui forment l'extrémité postérieure de ce cerveau sont d'une taille tout à fait exceptionnelle.

L'organe nucal (*OrgN*) est comme toujours une simple évagination de la paroi du corps, et comme on le sait déjà, il a une forme sphérique et se rattache à la région nucal par un mince pédoncule. La paroi épidermique a subi cependant des modifications très importantes qui masquent au premier abord les conditions réelles de la formation de l'organe. Ainsi dans la région antérieure la paroi épidermique a très fortement augmenté en épaisseur, à cause de l'accroissement en nombre et en grandeur des éléments glandulaires (*Cl. gl.*) n'ayant persisté que dans cet endroit. Ils forment ainsi une plaque qui sur des coupes longitudinales paraît une hernie de la paroi. Il en est de même pour la bande équatoriale formée par les cellules vibratiles (*Cl. v.*) Ces éléments sont très allongés. L'extrémité qui arrive à la cuticule et qui est ciliée est très étroite, mais du côté opposé les cellules sont renflées en massues et serrées les unes contre les autres. Elles remplissent toute la cavité de l'organe, aussi sur les coupes l'organe

nucal paraît une masse cellulaire compacte et il est très difficile de retrouver à son intérieur le feuillet péritonéal tapissant la cavité d'évagination produite au moment de sa formation. Les nerfs comme toujours sont situés à l'intérieur de la paroi et leurs fibres se perdent entre les cellules vibratiles.

Rapports du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — L'extrémité antérieure de l'animal, même lorsqu'on a éloigné les palées, est très difficile à comprendre à cause du grand nombre d'appendices qui s'y trouvent réunis et aussi à cause de la modification subie par les quatre premiers segments. Chez ce Polychète en effet on trouve quatre cirres tentaculaires de chaque côté. Ces quatre appendices (fig. 27 et 28 T¹, T², T³ et T⁴) représentent sans aucun doute les cirrhes parapodiaux de deux segments rudimentaires, seulement ces segments sont tellement modifiés et fusionnés l'un avec l'autre, qu'il est assez difficile de rapporter chaque appendice à son segment respectif. Le troisième segment est normal, seulement son milieu est fortement aminci et ses deux extrémités sont fortement reportées en avant. Ce phénomène est indiqué aussi sur le quatrième segment. Le cinquième est normal et nettement transversal.

Cette conformation rappelle celle que nous avons appris à connaître chez les Amphinomiens. Comme dans ce groupe le lobe céphalique ne paraît pas former l'extrémité antérieure du corps. Il semble plutôt enfoncé comme un coin entre les premiers segments du corps. L'organe nucal de cette espèce paraît logé sur le quatrième segment.

Il est inutile d'insister trop longuement pour démontrer que la tête a gardé dans ce cas aussi ses connexions primitives. C'est bien le bord antérieur du premier segment qui arrive à la limite postérieure de l'organe nucal, seulement la région médiane de ce segment et des deux suivants s'est considérablement amincie et les parties latérales ont contourné la tête, se mettant plus ou moins dans le plan sagittal du corps.

La face ventrale montre aussi des modifications considérables, il

n'est presque pas possible de trouver une limite entre les trois premiers segments qui tous ici paraissent former un petit espace triangulaire sans segmentation apparente. Un coup d'œil jeté sur les figures permet au moins d'y reconnaître d'une manière très nette le troisième segment, à cause des deux parapodes bien développés. Le troisième segment est nettement séparé du précédent et du suivant; il en est de même du cinquième.

Ce dernier segment présente une particularité très curieuse dans sa région médiane, son bord antérieur a formé une saillie ovale qui recouvre complètement l'orifice buccal. Cette espèce de clapet (fig. 28 et 30 Q) est plus épais à son bord antérieur, et sur une coupe il paraît formé par l'évagination de toute la paroi dermo-musculaire. Les muscles qu'il contient à son intérieur laissent supposer que cet organe est mobile.

L'orifice buccal paraît donc situé dans le quatrième segment, mais ici aussi les relations normales sont simplement masquées par des soudures postérieures.

Résumé. — Le lobe céphalique des *Chrysopétaliens* est donc formé, comme celui des autres Polychètes étudiés jusqu'ici, par trois régions sensitivo-nerveuses :

1° La *région sincipitale*, dont l'aire sincipitale supporte trois antennes et quatre yeux et dont le cerveau (moyen) est pourvu d'une paire de ganglions antennaires, de quatre ganglions optiques et en plus un nerf pour l'antenne impaire.

2° La *région palpaire*, dont l'aire palpaire supporte deux palpes et dont le cerveau (antérieur) possède une paire de ganglions palpaire.

3° Une *région nucale*, dont l'aire nucale s'est transformée en un organe nuchal sphérique et dont le cerveau (postérieur) fournit deux nerfs nucaux.

Les rapports du lobe céphalique avec les premiers segments sont normaux, mais masqués par le redressement des moitiés droites et gauches des trois premiers segments.

b) Position systématique du genre *Chrysopetalum*.

Il est difficile d'étendre les notions anatomiques qui ont été acquises par l'étude du *Chrysopetalum* aux autres genres de la famille des Palmyriens. Même en laissant de côté les genres *Bhawania*, *Disponetus* et *Palcanotus*, incomplètement connus et très insuffisamment décrits et en ne prenant que le genre *Palmyra*, on n'échappe point à ces difficultés. D'après la description que donne Savigny, Audouin et M. Edwards, Quatrefages et Mac-Intosh, il semblerait même impossible de réunir les *Palmyra* et les *Chrysopetalum* dans une même famille. Les *Palmyra* sont peut-être de véritables Aphroditiens voisins des *Aphrogenia* et *Pontogenia*.

Pour les *Chrysopetalum* je partage l'opinion unanime de mes devanciers. Les appendices, en effet, sont strictement homologues des appendices similaires des Aphroditiens avec une différence pour l'organe nucal qui me paraît ne pas exister chez tous les types de cette dernière famille. Au point de vue de l'anatomie des centres nerveux, la ressemblance est extrêmement considérable, car dans les deux groupes se trouve représenté, et sous la même forme, le ganglion palpaire.

La séparation de ces formes en deux familles n'en est pas moins justifiée par les différences assez considérables qui existent entre les Aphroditiens et les *Chrysopetalum*. Si ces deux groupes peuvent avoir une même souche, la séparation a dû en tout cas s'être faite depuis très longtemps, avant la transformation des cirres parapodiaux en élytres, car on ne trouve pas trace de cette disposition chez les *Chysopetalum*.

III. — Famille des **Lycoridiens**.

Nereis Dumerili Aud. et Edw.

Planche IV, fig. 35-39.

Historique. — Il n'y a pas de désaccord entre les auteurs un peu plus récents au sujet de l'interprétation des appendices des *Nereis*, mais c'est :

CLAPARÈDE (68) qui le premier a découvert les organes nucaux, qu'il nomme éminences un peu protractiles, et qu'il considère, avec quelque doute, comme des organes des sens. Les auteurs postérieurs ont pour la plupart ignoré cet organe, même les naturalistes qui se sont occupés de l'anatomie du lobe céphalique.

Le système nerveux des *Nereis* a été souvent l'objet de recherches. Les anciens auteurs, qui procédaient par dissection ou par examen par transparence, ne peuvent forcément avoir compris la structure de l'encéphale. Pour l'aspect extérieur, il nous suffira de citer :

QUATREFAGES (65) qui a donné plusieurs figures relativement exactes des masses nerveuses. Le premier qui ait étudié l'encéphale sur des coupes c'est :

EHLERS (68, p. 490 et s.). Malgré la défectuosité des procédés techniques employés de son temps, il arrive à des constatations, souvent fort exactes. Il constate la symétrie bilatérale de l'encéphale; il décrit correctement la disposition de la substance ponctuée et des cellules ganglionnaires formant la couche corticale. Il entrevoit les ganglions antennaires et palpaire, qu'il considère comme une masse compacte de « *Nervenkörner* ». Les nerfs antennaires et palpaire sont notés, mais leur origine exacte n'est pas indiquée. Par contre, ce qu'il décrit comme « *Hirnkern* », masse en forme de coin enfoncé entre les deux moitiés de l'encéphale, me paraît correspondre au groupe de muscles qui sépare les lobes du cerveau antérieur.

Les palpes sont bien interprétés et il assimile correctement le palpo-phore au cirrhopore, et le palpostyle au cirrhostyle des cirrhes tentaculaires, mais l'anatomie de l'appendice est moins exactement interprétée. Il décrit aussi les ganglions optiques, mais n'est pas très clair sur leur union avec le cerveau moyen.

HALLER (89, p. 31 et s.), vingt ans après Ehlers, n'est pas plus avancé

en ce qui concerne la topographie de l'encéphale. Il considère encore les ganglions constitués par de petites cellules comme formant une paire unique, quoique dans sa figure 23 on puisse distinguer leur dualité. Il considère ces masses nerveuses comme l'origine du nerf palpaire et leur donne le nom de « Tentakelganglion » en les assimilant aux formations correspondantes des Aphroditien et au ganglion antérieur des Archiannélides (Fraipont). Le ganglion manquerait chez les Ophéliens et les types qui n'ont pas de « Tentakel ».

L'auteur n'a vu dans le cerveau moyen qu'une grosse masse de grandes cellules entourant la substance ponctuée. Il ignore complètement l'organe nuczal et ses connexions avec le cerveau et décrit un amas postérieur isolé de cellules nerveuses ayant une situation bizarre et donnant un nerf allant à l'épithélium de la base du tentacule (!). Il n'admet pas que l'encéphale soit en certains points en continuité de substance avec l'épiderme et dessine partout autour des masses cérébrales, une épaisse membrane limitante. Des coupes en séries lui auraient certes montré que ce n'est pas le cas partout, et qu'il existe des endroits où la membrane limitante fait complètement défaut.

RETZIUS (95) a étudié l'encéphale des *Nereis* au moyen du bleu de méthylène. J'aurais à revenir dans la partie histologique du mémoire sur ce travail très important au point de vue des terminaisons nerveuses. La partie morphologique qui intéresse pour le moment, est moins bien traitée et l'on peut voir que l'auteur n'a pas des idées bien claires à ce sujet.

Il n'est pas arrivé à comprendre la véritable signification des ganglions palpaire et antennaire, qu'il croit ne constituer qu'une seule masse de chaque côté et qu'il nomme « vordere Haufen grober Körner ». De même pour ce qu'il nomme « eigenthümliches Organ » et qui n'est autre que l'organe nuczal. Il le décrit cependant d'une manière tout à fait correcte. Il n'y a pas de doute à avoir au sujet des masses cellulaires qu'il désigne avec les lettres *gn*³ et *sn*. Elles forment ensemble le cerveau postérieur. Les origines des connectifs et les origines (il vaut mieux dire aboutissants comme on le verra dans le chapitre V) des nerfs antennaires et palpaire, sont parfaitement indiqués, avec cette restriction qu'il n'a pas vu les fibres des ganglions antennaires et palpaire, qui prennent aussi part à la formation de ces nerfs.

Extérieur. — Le lobe céphalique (fig. 5, texte) de cette espèce vu par sa face dorsale est vaguement triangulaire, avec les angles très arrondis : C'est un petit coussinet assez épais, plus étroit que les segments du corps et qui paraît reposer sur deux gros appendices

ventraux. A son extrémité antérieure sont situés deux appendices, les antennes (*Ae*) dont la longueur est généralement inférieure à celle du lobe céphalique. La surface des deux antennes est hérissée de petits poils sensitifs. Vers le milieu de la longueur du lobe céphalique se trouve une paire d'yeux (*Oe. a*), dirigés en avant et en dehors, et en arrière de ceux-ci et un peu en dedans, deux autres yeux (*Oe. p*) dirigés en haut et en dessus. Les angles postérieurs du lobe céphalique sont occupés par deux aires (*OrgN*) ciliées, de forme ovoïde et qui repré-

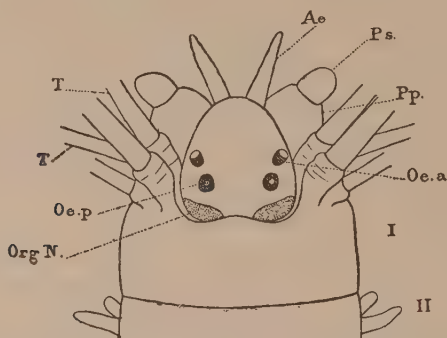


FIG. 5. — *Nereis Dumerili* Aud. et Edw. — Extrémité antérieure vue du côté dorsal. Gr. 37 d.

Ae, Antennes; *Ps*, palpostyle; *Pp*, palpophore; *T*, cirrhe tentaculaire; *Oe. a*, œil antérieur; *Oe. p*, œil postérieur; *OrgN*, organe nuchal; *I* et *II*, les deux premiers segments du corps.

sentent l'organe nuchal de ces animaux. Sur l'animal vivant il est assez difficile de les apercevoir, car ils sont cachés sous un repli du bord antérieur du premier segment.

Sur la face ventrale, en avant et de chaque côté de la bouche, se trouvent deux appendices très volumineux, les palpes. Ils sont formés par un très gros palpophore (*Pp*) contractile, surmonté d'un palpostyle (*Ps*) en forme de massue qui peut être en partie retiré dans l'extrémité antérieure du palpophore.

La bouche est située en dessous et en arrière du lobe céphalique. Elle est limitée à l'arrière par le bord antérieur du segment qui porte les cirrhes tentaculaires. On sait que ce segment est formé par la

réunion de deux segments; les quatre cirrhes tentaculaires correspondent en effet à deux cirrhes parapodiaux de chaque côté; du reste, l'innervation justifie complètement cette manière de voir.

Anatomie (fig. 35-39). — Le lobe céphalique, présente comme toujours une cavité interne qui est le prolongement de la cavité générale du corps. Elle est remplie par des productions de natures diverses, comme les masses nerveuses, les muscles et les glandes épidermiques auxquels s'ajoutent quelques vaisseaux. Les muscles et les vaisseaux sont situés entre le péritoine et la membrane basale, l'encéphale et les glandes sont situés entre la basale et la cuticule et doivent être considérés comme des hernies de la paroi ectodermique avec laquelle ils ont conservé des attaches directes qui seront décrites ultérieurement.

L'encéphale occupe presque en entier le lobe céphalique et se présente chez cet animal comme une masse plus ou moins arrondie, surmontée d'un nombre considérable de lobes bien distincts.

Le *cerveau moyen* présente à lui seul six lobes dont les quatre postérieurs sont les ganglions optiques. Ces ganglions sont situés sur le côté et communiquent avec la masse centrale du cerveau moyen par quatre nerfs, très courts il est vrai. Ils établissent ainsi quatre points par où le cerveau moyen communique directement avec l'épiderme. Entre les deux ganglions optiques antérieurs et du côté dorsal s'établit une cinquième communication directe sur une surface assez restreinte. Un peu en avant des ganglions optiques antérieurs se trouve une paire de ganglions (*G.A.*) formés par des petites cellules, ayant un aspect pyriforme avec la pointe dirigée en avant. Ces deux ganglions communiquent avec la masse centrale ponctuée du cerveau par un pédoncule de fibrilles nerveuses qui paraissent entrer en relation avec le nerf antennaire (*Nae*). On désignera ces ganglions sous le nom de ganglions antennaires; mais je veux faire observer que n'ayant pas étudié particulièrement les connexions de ces ganglions, je ne puis affirmer avec une certitude absolue qu'ils méritent réellement le nom que je leur donne.

Toute la face dorsale du cerveau moyen est occupée par les diffé-

rentes productions que nous venons de décrire, mais la région sincipitale s'étend plus loin encore. Elle se trouve en effet étendue sur toute la face antérieure du lobe céphalique, endroit où sont insérées les antennes. Les nerfs de ces appendices, à cause de la situation de ces derniers, ont subi une extension très grande. Leur origine (ou mieux leur aboutissant) est, comme chez tous les types étudiés, placée en face ou au même niveau (fig. 37) à peu près que les lobes optiques antérieurs, mais les nerfs, au lieu de se diriger verticalement ou plus ou moins obliquement en dessus, se courbent en avant et en dessous, ils contournent le cerveau moyen et se rendent en dedans des ganglions antennaires dans les antennes.

Les appendices dont nous venons de décrire l'innervation sont dépourvus de cératophore. Ce sont de simples productions épidermiques suivant le type général des stylodes des Polychètes et leur description plus détaillée est inutile.

Les connectifs, ou du moins la branche la plus importante prend son origine du côté ventral un peu en arrière du lobe optique antérieur. Au point de vue histologique, la partie centrale inférieure du corps du cerveau moyen est formée par la substance ponctuée, la région supérieure, antérieure et les régions latérales par des grandes cellules. Les lobes optiques sont formés, outre les cellules spéciales de l'appareil de la vision, aussi de grandes cellules. Les ganglions antennaires seuls sont formés de cellules de petite taille extrêmement serrées et nombreuses, ce qui fait que ces ganglions tranchent vivement sur le reste de la préparation.

Enfin des cellules géantes se trouvent disposées à l'origine des connectifs.

Il faut rattacher à la région sincipitale une autre production épidermique. Entre les deux antennes se trouve une masse cellulaire volumineuse (*Gl. ep*) faisant hernie dans la cavité générale céphalique. Cette masse est formée de cellules glandulaires qui ont leur corps cellulaire dans la cavité générale, mais dont leur conduit sécréteur aboutit à la cuticule.

Le *cerveau antérieur* (*Ca*) est constitué en grande partie par le ganglion palpaire (*G.P.*); ce dernier est pyriforme mais plus développé

du côté ventral et interne que du côté dorsal et extérieur. Il repose sous le ganglion antennaire et communique directement avec l'épiderme par un petit pont cellulaire situé un peu au-dessus de l'insertion supérieure du palpe. Il communique en outre avec la substance ponctuée du cerveau antérieur par un pédoncule formé de fibres qui paraissent se ramifier à son intérieur. Les relations du ganglion avec le reste de l'appareil nerveux s'établissent donc à l'aide du pédoncule qui vient d'être décrit et ces relations sont de plusieurs sortes. D'abord une grande partie des fibres se rendent en arrière et en dedans. Elles forment une masse en croissant située dans la région inférieure du cerveau moyen et dont l'ouverture regarde vers l'extrémité antérieure du lobe céphalique. Les fibres qui forment cette disposition sont celles qui se trouvent situées du côté interne du pédoncule. Les fibres qui sont situées du côté externe se dirigent par contre en avant et en dehors et forment en dépassant les limites du cerveau antérieur la plus grande partie du nerf du palpe (*Np*). La région médiane du pédoncule donne des fibres qui se rendent directement dans la région médiane du cerveau antérieur. Les cellules qui forment la masse corticale de ce ganglion sont du même type que celles qui formaient le ganglion antennaire. Ce ganglion est accolé à celui-ci et est tout aussi apparent sur les coupes à cause de sa forte coloration ; néanmoins il se distingue facilement du ganglion antennaire.

Le reste du cerveau antérieur est formé par un certain nombre de cellules du grand type qui entourent le ganglion du palpe et par une masse ponctuée qui occupe la région inférieure du cerveau. La communication avec la substance ponctuée du cerveau moyen s'établit en arrière sur un vaste espace.

Le palpe, comme on l'a déjà mentionné, est formé par une région proximale volumineuse, le palpophore, et par une région distincte globuleuse ou en forme de massue, suivant l'état d'extension, le palpostyle. La première région est une évagination de toute la paroi du corps, contenant donc à son intérieur un prolongement de la cavité générale et un appareil musculaire. Chez notre type, cet appareil

musculaire est très développé et comme il vient s'y ajouter une grande quantité de glandes épidermiques faisant hernie dans la cavité générale, cette dernière est presque entièrement comblée. Le nerf du palpe est sur une partie de son trajet libre, mais très vite il se replace dans la paroi épidermique et suit cette paroi le long de sa face dorsale jusqu'au palpostyle. A partir de la base de ce dernier il se place comme toujours en son milieu.

Le *cerveau postérieur* (*Cp*) n'est pas très nettement délimité dans notre type. Il est situé du côté tout à fait postérieur du cerveau moyen. Il est formé comme toujours par une couche corticale de grandes cellules, surtout du côté postérieur et supérieur. Au contraire, du côté antérieur est la substance ponctuée formant une sorte de pédoncule qui va se fondre dans la masse ponctuée du cerveau moyen. Le nerf nucal (*Nn*) prend son origine sur les côtés, un peu en arrière des ganglions optiques postérieurs; après un court trajet il aborde l'organe nucal par la base. En somme, quoique distinct, le cerveau postérieur n'est pas aussi bien délimité que chez les Amphinomiens.

L'organe nucal (*Org N*) chez la *Nereis* est réduit à la plus grande simplicité. Il forme une petite hernie ovalaire à la face inférieure de l'épiderme, qui recouvre les angles du lobe céphalique et n'est décelé à l'extérieur que par une légère dépression recouverte de cils vibratiles. Cette hernie est formée par des cellules ciliées très allongées, fortement serrées les unes contre les autres, ayant toutes leur noyau vers la base et un plasma granuleux. Ce sont donc des cellules qui se rapprochent beaucoup des cellules de soutien. Dans l'organe nucal des *Nereis* on ne trouve que des cellules ciliées, entre lesquelles sont les prolongements des cellules nerveuses situées tout contre le cerveau.

Comparaison du lobe céphalique des Lycoridiens avec celui des Amphinomiens et Chrysopétaliens. — La comparaison du lobe céphalique des *Nereis* avec celui des *Eurythoë* et *Chrysopetalum* montre la présence des différences suivantes :

La région sincipitale dans toute sa région antérieure a été reportée en avant, ce qui fait que les antennes homologues aux antennes externes des autres types sont terminales au lieu d'être dorsales. L'antenne médiane est représentée chez la *Nereis* par cette région dorsale que nous avons mentionnée comme communiquant directement avec la masse nerveuse. Ici le stylode, qui doit former l'antenne, ne s'est pas développé ou a été ramené à l'état primitif de région épidermique non saillante, simplement pourvue de cellules sensibles distribuées entre les cellules de soutien. La progression de la région occipitale en avant fait que les nerfs antennaires au lieu d'être courts comme chez les deux autres types et dirigés verticalement, en haut, se trouvent être très longs chez la *Nereis* et disposés dans un plan horizontal. Le ganglion antennaire se trouve chez les *Chrysopetalum* comme chez les *Nereis*, mais ils manquent chez les *Eurythoë*. Ceci montre qu'il ne faut pas attribuer une trop grande importance morphologique à ces formations et qu'on doit les considérer comme de simples groupements cellulaires, dépendant des organes des sens spécialisés qui ont occasionné leur formation.

La région palpaire est arrivée à son complet développement chez *Nereis* d'une part et chez *Chrysopetalum* de l'autre, car chez ces deux types le palpe est bien développé. Chez *Eurythoë*, par contre, cette région est restée à l'état primitif ou a rétrogradé vers cet état, car toute la surface de la région est également sensible avec une seule exception, le stylode, qui montre une différenciation exceptionnelle au groupe des Polychètes, mais qui n'a rien d'anormal, puisqu'il est naturel de penser que les trois aires sensibles sont capables de former des stylodes munis ou non de stylophores sur toute l'étendue de leur surface. Le ganglion palpaire existe chez *Chrysopetalum* et *Nereis*, mais manque chez *Eurythoë*. Par contre, le cerveau antérieur, mieux individualisé chez *Eurythoë* et *Nereis*, se confond avec le cerveau moyen chez l'autre type.

Des différences aussi se présentent lorsqu'on considère la région nucale. Il y a loin en effet entre les évaginations volumineuses des *Chrysopetalum* et *Eurythoë* et entre les fossettes ciliées des *Nereis*,

et pourtant les différences ne sont en réalité qu'une question de degrés d'évolution. Chez *Nereis* on se rapproche le plus de l'état primitif. A cet état l'organe était diffus, représenté par un certain nombre de cellules ciliées situées dans la région postérieure du lobe céphalique. Chez la *Nereis* le perfectionnement a été introduit par le groupement de ces cellules en deux organes bien délimités, et chez les autres types le perfectionnement a été poussé bien plus loin. Une évagination de la paroi postérieure a fourni à l'organe une plus grande surface au développement de ses cellules ciliées et en même temps des cellules glandulaires indispensables à tout organe olfactif compliqué sont venues s'adjoindre aux précédents. Pour le cerveau postérieur *Chrysopetalum* ressemble plus à *Nereis*, car dans les deux types il forme une masse intimement fusionnée avec le lobe médian du cerveau moyen. Chez *Eurythoë*, comme on le sait, il est à l'état dissocié, formé par des amas de grandes cellules ganglionnaires distribuées le long d'un gros nerf nuchal.

Ces trois exemples pris un peu au hasard dans le groupe des Polychètes montrent la grande variation que peuvent subir les différentes parties qui entrent dans la composition du lobe céphalique ; mais ils montrent aussi qu'il est très facile de ramener ces formes différentes à un type schématique qui, par cela même, nous permet d'entrevoir jusqu'à un certain point la forme primitive qui fut la souche de tous les Polychètes.

Résumé. — On trouve dans le lobe céphalique des *Nereis*, trois régions sensitivo-nerveuses pourvues de leurs appareils sensitifs et de leurs appareils nerveux.

Une *région sincipitale* occupant la face dorsale et antérieure du lobe céphalique, qui supporte quatre yeux et deux antennes, accompagnés d'une région sensitive terminale. Le cerveau moyen qui lui appartient, est formé par une masse centrale en communication directe avec la région sensitive terminale, et flanqué sur les côtés et en avant par six ganglions reliés par des nerfs très courts. Les deux paires de ganglions postérieurs sont les ganglions optiques, les deux ganglions

antérieurs sont les ganglions antennaires destinés à fournir des fibres nerveuses aux deux nerfs de l'antenne placée en dedans de leur bord interne. Ils sont seuls formés par les cellules de petite taille. A cette région se rattache aussi un groupe de cellules glandulaires situées entre et au-dessus de l'insertion des antennes.

La *région palpaire* présentant comme appendice le palpe qui se trouve formé par un gros palpophore et un palpostyle en forme de massue. L'appareil nerveux de cette région est pourvu d'un ganglion pyriforme formé de petites cellules ganglionnaires, et supporté par un pédoncule de fibres nerveuses qui le mettent en communication d'une part avec la substance ponctuée du cerveau antérieur et d'autre part avec le nerf palpaire. Ce ganglion, situé immédiatement au-dessous du ganglion antennaire, joue le même rôle pour le nerf du palpe que ce dernier vis-à-vis du nerf de l'antenne.

La *région nucale* qui est formée par deux surfaces ciliées, situées aux deux angles du lobe céphalique, et par le cerveau postérieur. La région nucale est ici interrompue du côté postérieur, sur la ligne médiane, mais les relations avec la région sincipitale n'en sont pas moins restées les mêmes. Le cerveau postérieur est intimement réuni au cerveau moyen, mais conserve son caractère général qui est d'être formé de grandes cellules ganglionnaires.

La comparaison du lobe céphalique des trois familles étudiées jusqu'ici a montré que, malgré la différence quelquefois très prononcée qui se manifeste en passant d'un groupe à l'autre, ses formes diverses ne sont que les modifications d'un même type fondamental.

IV. — Famille des **Maldaniens**.

Planche V, fig. 40-53.

Historique. — Le lobe céphalique de ces Polychètes est très réduit, aussi n'est-il pas possible de comprendre sa constitution si on n'en a pas fait l'anatomie. Comme personne jusqu'à présent n'a fait cette étude,

les noms divers que donnent les auteurs aux différentes parties de l'extrémité antérieure sont distribués *au hasard* pour ainsi dire. Cela me dispense de faire une énumération complète de l'opinion de ceux qui ont contemplé l'extérieur des Maldaniens, et je me contenterais de quelques exemples. C'est :

SAVIGNY (20, p. 93), qui est le créateur de la famille, et il nomme la plaque des Clymenes, opercule et le segment antérieur, premier segment, sans s'inquiéter de sa valeur morphologique.

QUATREFAGES (65, t. II, p. 229-293) croit que dans les Clyméniens proprement dits, le lobe céphalique est, ou réduit à un petit mamelon (palpode) comparable à celui des Arénicoles, ou bien soudé avec l'anneau buccal. Dans un cas la bouche est terminale, dans l'autre ventrale. Tout cela n'est pas exact, comme on le verra. Quant au cerveau, il est très petit, bilobé et fournit en arrière deux très petits filets (les nerfs nucaux probablement) qui avec les cinq ou six autres sortis des connectifs, se rendent à la trompe et représentent le système nerveux stomatogastrique.

SEMPER (76, p. 147) a disséqué une *Maldane* sp., et la seule chose qu'il en dit c'est que les ganglions supra-œsophagiens et les connectifs sont tellement unis à l'épiderme qu'on ne peut les en séparer. Ce fait est exact.

EHLERS (87) croit que le lobe céphalique est formé par la plaque chez les formes qui en ont et qu'il est toujours soudé au premier segment.

L'organe nucal, ou du moins les sillons de cet organe, ont été décrits par tous les auteurs (plus ou moins bien, et plutôt moins que plus), mais personne n'a pu donner la véritable signification, pas même :

SAINT-JOSEPH (94, p. 135-145), qui s'est occupé en dernier lieu des Maldaniens et qui a même proposé une classification nouvelle qui, à mon avis, n'est pas heureuse. Le lobe céphalique pour cet auteur, est aussi formé tantôt par la plaque céphalique, tantôt par une « carène brune », tantôt par un « petit mamelon », mais paraît toujours soudé au premier segment.

Extérieur. — La famille des Maldaniens est une famille très naturelle ; les formes qui la composent ne présentent pas de grandes variétés de conformation, et les caractères généraux, nombreux, qui séparent cette famille des autres familles de Polychètes sont bien représentés parmi tous les membres qui la composent. Il n'en existe pas moins des différences qui sont faibles, lorsqu'on se place au point de vue de la morphologie générale, mais qui néanmoins sont assez prononcées, lorsqu'on n'a en vue que la morphologie spéciale de

la famille. Certains de ces caractères sont excessivement constants et permettent de diviser les Maldaniens en groupes naturels. Ils présentent encore cette particularité remarquable de ne pas présenter d'intermédiaire entre eux, ce qui permet d'obtenir des classifications aussi commodes que possible. Malheureusement les auteurs antérieurs n'ont pas soupçonné leur importance, et le manque complet de détails anatomiques sur cette famille a fait que tous, sans exception, ont classé ces animaux d'une manière aussi peu naturelle que possible.

Une confusion extraordinaire règne dans les caractéristiques et la délimitation des genres qui forment cette famille ; il ne m'est pas possible d'insister ici sur ce sujet qui sera traité dans une monographie systématique et anatomique en préparation. Je me bornerai seulement à décrire la partie qui nous intéresse spécialement, le lobe céphalique qui est un des meilleurs caractères pour la classification de ces animaux. Tous les Maldaniens sans exception (1) se rangent, au point de vue du lobe céphalique, autour les trois types suivants :

1^{er} Type. — Lobe céphalique pourvu de palpode. Ex. : *Leiocephalus leïopygos* (Gr.).

2^e Type. — Lobe céphalique pourvu de palpode et de plaque céphalique dorsale. Ex. : *Clymene lombricoïdes* (M. Ed.).

3^e Type. — Lobe céphalique dépourvu de palpode et de plaque céphalique dorsale. Ex. : *Petaloproctus spatulatus* (Gr.).

Contrairement à ce qui a été fait pour les *Amphinomiens*, l'extérieur des trois types sera d'abord décrit et ensuite l'anatomie, les différences n'étant pas suffisamment grandes pour qu'il vaille la peine d'établir des chapitres distincts pour chaque type.

1^{er} TYPE. — *Leiocephalus leïopygos* (Grube) (fig. 50). — Le Polychète que nous avons choisi comme exemple, présente une extrémité antérieure légèrement effilée se terminant par une pointe conique. Elle est formée par un segment un peu moins long que le segment suivant

(1) Sans excepter même le *Clymenides sulfureus* Claparède, forme très curieuse sur laquelle des observations paraîtront incessamment.

et se distinguant de ce dernier par l'absence complète de soies. Vu par la face dorsale, le segment présente du côté antérieur une papille conique (*P*) ; celle-ci est limitée en arrière et sur les côtés par deux petits sillons transversaux qui se continuent par deux sillons (*S.Org N*) à contours légèrement sinueux. Les deux sillons sont parallèles et s'étendent sur un peu plus d'un tiers de la longueur totale du segment. A leurs extrémités postérieures les bords du sillon sont un peu écartés, ce qui permet de voir que les sillons correspondent à de véritables fentes qui s'étendent très loin en profondeur. Ils sont séparés par une crête médiane (*cr. Org N*) peu élevée, en continuité parfaite avec la région médiane et supérieure de la petite papille terminale. Du côté externe les sillons sont limités par une petite crête à peine indiquée. Donnons immédiatement leurs noms véritables à ces dispositions. La papille terminale est le *palpode*, et les sillons sont les *orifices des organes nucaux*. On aura ainsi des sillons nucaux et une crête médiane nucale.

La face dorsale présente encore une pigmentation brune qui forme une bande interrompue en son milieu, à l'extrémité postérieure du segment, et deux taches symétriques formées par le même pigment brun, qui s'étendent de chaque côté et en arrière des sillons de l'organe nucal. De chaque côté aussi, en-dessous de la portion antérieure du sillon nucal, se trouve une série de points noirs (*Oe*) serrés les uns à côté des autres et qui sont des groupes d'ocèles. Ces organes sont situés plutôt du côté ventral, aussi s'aperçoivent-ils à peine lorsque l'on regarde par la face dorsale.

La face ventrale de l'animal ne présente comme particularités à décrire que la bouche, orifice à contour arrondi. Elle est entourée et limitée par un rebord plissé peu proéminent qui n'est que le commencement de la partie évaginable de la trompe. Elle est limitée en avant par la base du palpode.

Cette description suffit pour montrer clairement que ce premier segment est en réalité le premier segment soudé avec le lobe céphalique, mais ici cette soudure est faite d'une manière extrêmement intime, car toute séparation externe a disparu. On est donc forcé

d'avoir recours, pour délimiter le lobe céphalique, aux connexions nerveuses et alors on peut imaginer une ligne idéale, partant, sur la face ventrale, de la limite antérieure de la bouche ou de la base du palpode, qui passerait en arrière de l'agglomération d'ocèles sur la face dorsale où elle suivrait la limite interne des grandes taches pigmentées antérieures dessinées sur la figure. Cette disposition du lobe céphalique, qui sera confirmée d'ailleurs dans le paragraphe consacré à l'anatomie, présente quelques analogies avec ce qui se passe chez l'*Euphrosyne*.

2° TYPE. — *Clymene lombricoïdes* M. Edw. (fig. 40 et 41). — A première vue, l'extrémité antérieure de cet animal ne ressemble en rien à celle du *Leïocéphale*, mais en y regardant de près on y retrouve exactement les mêmes parties avec seulement quelque chose en plus. L'extrémité antérieure, en effet, est formée par un segment également achète, nettement séparé par un très profond sillon intersegmentaire du segment suivant ; les bords de ce dernier sont évasés et embrassent comme un cornet la base du premier segment.

Ce dernier vu de profil a une forme vaguement quadrilatère. Il se termine en avant par une surface plane, de forme ovale, ayant l'aspect d'une plaque placée obliquement par rapport à l'axe longitudinal du corps, en ce sens qu'elle est inclinée de la face ventrale vers la face dorsale ; c'est la *plaque céphalique* (*Plq*), très répandue dans le groupe des Maldaniens, mais qui n'a d'analogue dans aucune autre famille de Polychètes. La limite en est constituée par un repli mince et vertical (*b. Plq*), qui borde la plaque partout à l'exception d'un petit espace antérieur où se trouve logée une papille arrondie (*P*), qui n'est autre que le *palpode* ; le repli portera le nom de *bord de la plaque céphalique*. Chez le type que nous avons choisi, il présente des crénelures dans la moitié postérieure de son parcours, et il est très élevé au-dessus de la surface de la plaque, avec laquelle il fait un angle presque droit.

Le palpode, dont on connaît déjà la position, est peu proéminent et beaucoup moins pointu que celui du *Leïocephalus*. De ses côtés partent deux sillons (*S. Org N.*) peu prononcés d'abord, mais qui bien

vite arrivent à être très marqués et s'étendent du palpode vers la face dorsale sur plus d'un tiers de la surface de la plaque céphalique ; assez éloignés près du palpode, à une distance égale à la largeur de ce dernier, les deux sillons vont en se rapprochant et au moment où ils se terminent la distance qui les sépare est très petite. Ces deux sillons ne sont autres que les *sillons de l'organe nucal*. Ils sont séparés par l'espace décrit plus haut et qui est occupé par la *crête de l'organe nucal* (*cr. OrgN*). Cette crête présente une seule différence avec celle du Leïocéphale : c'est qu'elle est bifurquée du côté antérieur dans le voisinage du palpode. Entre les deux branches de la bifurcation se trouve un sillon qui du reste n'a aucune importance morphologique ni physiologique. Les sillons sont bordés en dehors et en arrière par un rebord peu prononcé.

La bouche située du côté ventral (fig. 6 texte) a la forme d'un orifice circulaire, se trouvant situé vers la moitié antérieure du segment ; elle est limitée en avant par un bord épidermique en continuité directe avec l'épiderme du Palpode, et sur les côtés et en arrière par un bourrelet (l) à gros plis transversaux dont la largeur maxima se trouve sur la ligne médiane. De l'intérieur de l'orifice proéminent des replis qui ne sont autre chose que les replis de la trompe (*T*). La surface de ce segment, comme celle de la plaque céphalique, sont couvertes de plis variés produits simplement par la contraction musculaire, comme les plis de la paume de la main. La couleur du segment est jaunâtre clair, à peu près de la même couleur que les ceintures glandulaires des segments antérieurs et contrastant avec la couleur rouge-grenat du reste de ces segments.

Le premier segment est aussi formé par la soudure du lobe céphalique avec le premier segment du corps, et la même délimitation théorique peut être établie entre les deux comme pour le Leïocéphale.

3^e TYPE. — *Petaloproctus spatulatus* (Grube) (fig. 52 et 53). — L'extrémité antérieure de cette grande Annélide est formée par un segment dépourvu de soies et de contour ovalaire ; le bord antérieur en est uni, mais sur la face dorsale s'élève sur la ligne médiane longitudinale une très forte crête (*J*), peu indiquée à quelque distance du

bord antérieur où elle commence, pour devenir de plus en plus large vers l'extrémité postérieure du segment. La hauteur de la crête augmente de l'extrémité antérieure vers le milieu du segment, où elle atteint son maximum, pour décroître vers l'extrémité postérieure. Des sillons transversaux parcourent en travers cette crête et s'étendent sur les faces latérales du segment; ce sont de simples produits des contractions de ce segment. Mais dans le tiers antérieur de la tête, de chaque côté de la crête et un peu en arrière du bord antérieur, sont deux sillons profonds (*S. OrgN*), longitudinaux, qui ont une toute autre importance; ce sont, en effet, les *sillons de l'organe nuchal*. Ils ont la forme d'un S très étiré. Assez éloignés l'un de l'autre, en avant, ils se rapprochent beaucoup du côté postérieur. Un véritable Palpode manque chez ce type, mais le bord antérieur du segment compris dans l'angle formé par la direction des sillons de l'organe nuchal, doit être considéré comme étant son représentant. Sur la face ventrale, dans la moitié antérieure du segment, se trouve la bouche sous forme d'orifice arrondi, entourée par une lèvre plissée. La bouche n'arrive pas jusqu'à l'extrémité antérieure et laisse ainsi un petit espace qui est l'homologue de la face ventrale du Palpode des types qui en sont pourvus.

Ce segment doit être considéré aussi comme formé par la soudure du lobe céphalique avec le premier segment du corps. Il est embrassé, du côté postérieur, par le bord antérieur du second segment, et sur la ligne médiane ventrale présente un sillon qui indique le parcours de la chaîne ganglionnaire ventrale. La couleur du segment est jaune citron avec des taches violettes très foncées. Le pigment violet forme au bord antérieur du second segment une bande de forme irrégulière.

Anatomie. — Au point de vue de la structure interne, le lobe céphalique des trois types que nous avons distingués montre encore moins de différence que dans son aspect extérieur. Aussi allons-nous décrire en détails le type le plus complexe et marquer à la fin les petites particularités qui le distinguent des autres.

Clymene lombricoïdes (fig. 42-45). — Lorsqu'on ouvre le segment

antérieur de *Clymene* (fig. 8, texte) on se trouve immédiatement en présence d'une sorte de diaphragme transversal (*Ds*) occupant l'extrémité antérieure de la cavité du segment. Ce diaphragme sert de rétracteur de la trompe. En effet, ses muscles s'insèrent d'un côté tout autour de la base de cet organe et de l'autre côté sur la paroi du corps. Tout ce qui est en arrière du diaphragme appartient exclusivement au segment buccal ; nous ne nous en occuperons pas pour le moment. La région qui est en avant contient, par contre, à côté d'une portion appartenant à ce dernier, tout ce qui revient au lobe céphalique. On y trouve un prolongement de la cavité générale tapissé par le péritoine, des muscles et ensuite l'encéphale et ses annexes.

L'encéphale (*C*) apparaît comme une bandelette transversale, plus épaisse aux extrémités qu'au milieu, mais ne laissant reconnaître ni sillons, ni ganglions individualisés à sa surface. Il est situé exactement en arrière du Palpode, et l'animal étant supposé dans la position naturelle, presque sur le prolongement de la chaîne ventrale et des connectifs. Cette situation est due à la présence de la plaque qui a forcé l'orifice buccal qui d'ordinaire regarde en avant, à regarder en bas. Du cerveau partent trois sortes de nerfs : en avant deux nerfs très courts (*Np.*) qui se rendent dans le palpode ; en arrière et en bas les connectifs (*Cntf.*) œsophagiens dont l'origine apparente se trouve aux deux extrémités de la bandelette cérébrale, tandis que les nerfs du palpode prennent naissance beaucoup plus en dedans. Entre l'origine apparente des connectifs et celle des nerfs du palpode, mais cette fois en arrière et en haut, naissent une paire de nerfs volumineux (*Nn*), qui se rendent à l'organe nuchal et longent le bord interne du sillon de cet organe. Les connectifs, après avoir fait le tour de l'orifice buccal, se réunissent en arrière pour former la chaîne ganglionnaire ventrale (*Ch. g*).

Voilà tout ce qu'on peut voir par la simple dissection, et l'étude des coupes, au point de vue simplement topographique, ne fournit pas de détails plus circonstanciés. On peut cependant se rendre mieux compte des rapports du système nerveux avec les organes qui l'innervent. Un fait important frappe à première vue : c'est que l'encéphale,

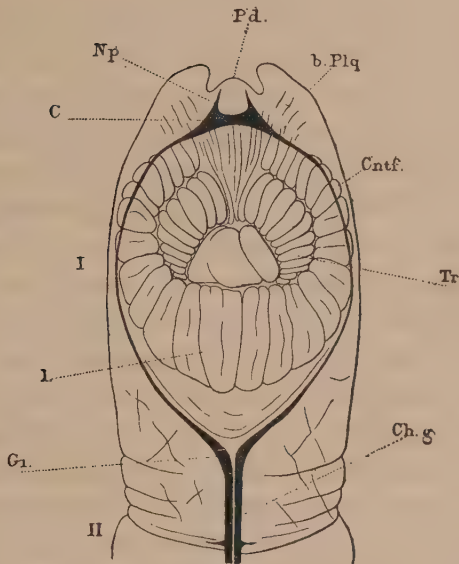


FIG. 6. — *Clymene lombricoides*. M. Edw. — Contour de la face ventrale de l'extrémité antérieure, avec la situation du système nerveux central. Gr. 8,8 d.

Pd., palpode; *b. Plq*, bord de la plaque céphalique; *Tr*, trompe; *L*, lèvre inférieure; *I* et *II*, les deux premiers segments; *C*, encéphale; *Np*, nerf du palpode; *Cntf*, connectif; *Ch. g.*, chaîne ganglionnaire; *G¹*, premier ganglion de la chaîne (ganglion sous-œsophagien).

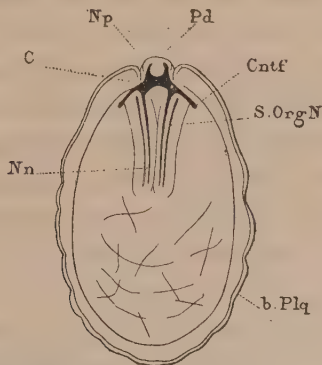


FIG. 7. — *Clymene lombricoides*. M. Edw. — Contour de la face dorsale de la plaque céphalique avec la situation de l'encéphale. Gr. 8,8 d.

Pd., palpode; *S. Org N*, sillon de l'organe nuchal; *b. Plq*, bord de la plaque céphalique; *C*, encéphale; *Np*, nerf du palpode; *Cntf*, connectif; *Nn*, nerf nuchal.

comme les nerfs qui en partent, est en continuité directe sur une très grande partie de sa surface avec l'épiderme.

Une section transversale de l'encéphale (fig. 43), donc une coupe longitudinale de l'animal, montre que l'organe présente une coupe arrondie et que, comme toujours, la substance ponctuée, à contours circulaires, se trouve du côté ventral, c'est-à-dire du côté de la cavité générale, tandis que du côté extérieur se trouvent les cellules ganglionnaires formant la couche corticale du cerveau. La substance ponctuée forme donc un cordon cylindrique qui s'étend dans le plan transversal et qui est en pleine communication par ses deux bouts avec la substance ponctuée des connectifs. Il n'y a pas à proprement parler de ganglion, et pas plus la masse ponctuée que les cellules ganglionnaires ne laissent observer des différenciations dans leurs masses. Cependant à l'endroit d'où partent les nerfs nucaux, l'amas formé par les cellules ganglionnaires plus nombreuses ici qu'ailleurs, pourrait représenter le rudiment du cerveau postérieur. De même à la base des nerfs du palpode, l'agglomération de cellules pourrait être considérée comme un vestige de cerveau antérieur. Le cerveau moyen serait situé au milieu et c'est lui qui donnerait surtout naissance aux connectifs.

L'organe qui a été appelé palpode (P) est une évagination de la paroi dermo-musculaire du corps (fig. 44). Sa paroi épidermique contient des cellules sensibles en relation avec le nerf diffus, peu individualisé, qui effectue tout son parcours en dedans de la membrane basale. C'est sur cette dernière que s'insèrent les muscles qui font mouvoir l'organe. Un prolongement de la cavité générale céphalique, tapissé par du péritoine, occupe l'intérieur du palpode.

L'organe nucal est formé, comme on l'a vu, par deux fentes longitudinales et divergentes. Sur une coupe transversale passant un peu en arrière du palpode (fig. 42) les deux fentes apparaissent comme des plis très profonds de l'épiderme, dirigés de la ligne médiane vers les côtés. Entre les deux fentes se trouve une crête épidermique (*cr. Org N*), séparée dans son milieu par une troisième fente qui n'est qu'un simple pli épidermique destiné à disparaître un peu plus en arrière. En effet, sur une autre coupe passant vers la moitié de la longueur du sillon

nucal (fig. 45), on constate que les fentes se sont éloignées les unes des autres, qu'elles sont moins profondes et que la crête médiane (*cr. Org N*) très peu élevée n'est plus divisée en son milieu.

La gouttière qui forme le fond de la fente est ciliée sur tout son parcours, tandis que tout le reste de l'organe est recouvert d'une cuticule lisse. La crête contient à l'intérieur de sa paroi de nombreuses cellules glandulaires (*Cl. gl*), tandis que les fentes en sont absolument dépourvues ; par contre, en dessous de la gouttière et un peu vers la ligne médiane, c'est-à-dire dans le flanc interne de la fente, se trouve le nerf nucal (*Nn*). Le nerf n'est pas formé par un seul faisceau de fibres ; c'est un nerf diffus, car il est formé par plusieurs paquets de fibres courant parallèlement dans l'épiderme même. A la sortie du cerveau, il y a cinq ou six de ces faisceaux, qui au fur et à mesure qu'on s'éloigne, se fusionnent, et sur la plus grande partie du trajet il n'y en a que deux et finalement qu'un seul. Tout le long du nerf courte une bande de cellules nerveuses épidermiques. Toutes les parties que nous avons décrites sont de simples modifications de l'épiderme. En dehors de cette couche cellulaire, des muscles s'insèrent sur les différents plis qui forment l'organe, et le péritoine enveloppe ces muscles et tapisse la basale là où il n'y a pas d'insertion musculaire.

Leiocephalus leiopygos (fig. 51). — *Leiocephalus* présente une disposition anatomique tout à fait analogue, l'encéphale est seulement un peu plus ramassé et plus arrondi. La structure du palpode est identique et l'organe nucal ne présente que des différences peu considérables. La gouttière est un peu plus profonde sur tout son parcours, la crête (*cr. Org N*) est très élevée et entièrement dépourvue de sillon médian, même à son début ; les cils sont confinés à la partie inférieure du flanc interne de la fente. Ce flanc étant seul doué de fonctions sensibles, est beaucoup plus volumineux, plus épais que le flanc externe réduit à une mince lame cellulaire, et il contient le nerf (*Nn*) qui ici aussi est formé de plusieurs faisceaux de fibres. Le sommet de la crête est pourvu de nombreuses cellules glandulaires.

Petaloproctus spatulatus. — Cette forme diffère des types précédents par l'absence du palpode ; l'on peut néanmoins reconnaître deux petits nerfs qui vont se perdre dans la région épidermique qui le représentent. Le cerveau a la forme de bandelette, comme chez le premier type ; quant à l'organe nucal, il présente la même structure et les mêmes cellules ciliées.

Rapports du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — De la précédente description il ressort, que dans le segment antérieur des Maldaniens, il y a deux éléments distincts fusionnés : la présence de l'encéphale et la présence d'une portion de la chaîne ganglionnaire indiquent incontestablement la présence du lobe céphalique et d'un segment au moins. Il s'agit maintenant de déterminer la limite virtuelle qui sépare ces deux régions, car ni à l'extérieur ni à l'intérieur, il n'y a rien qui puisse établir une semblable démarcation.

En se rapportant à ce qui a été vu sur les autres types décrits dans ce mémoire, le bord antérieur de l'orifice buccal forme la limite postérieure et ventrale du lobe céphalique et sa limite postérieure dorsale est formée par le bord postérieur de l'organe nucal. Si l'on applique cette délimitation au lobe céphalique des Maldaniens, on arrive à tracer une ligne qui suit sur la face dorsale le contour extérieur des sillons nucaux et qui passe de chaque côté du palpode sur la face ventrale en délimitant une étroite bande de téguments se terminant à la bouche. Le lobe céphalique aurait ainsi la forme d'un coin enfoncé dans le bord antérieur du premier segment ; les parties latérales du segment terminal appartiendraient au premier segment et seule une bande plus ou moins large médiane et dorsale appartiendrait au lobe céphalique.

Cette disposition n'a rien d'extraordinaire et de nombreux exemples présentés par les Polychètes, montrent que les bords latéraux du premier segment présentent la tendance constante à déborder de chaque côté du lobe céphalique. Rappelons seulement que chez les Amphinomiens l'organe nucal a refoulé en arrière le bord antérieur des trois

ou quatre premiers segments et qu'il se trouve ainsi limité de chaque côté par ces segments. On a vu chez *Euphrosine* et chez *Spinther* que le lobe céphalique a aussi la forme d'un véritable coin enfoncé dans la région antérieure du corps. Même chez les Hésionniens les Lycoridiens, les Sigalionides, les tendances des bords latéraux du premier segment à déborder de chaque côté le lobe céphalique se font plus ou moins sentir. Les Maldamiens ne sont donc pas isolés sous ce rapport parmi les Polychètes, seulement la soudure ou l'union des deux parties est bien plus complète que partout ailleurs.

Deux questions restent à examiner pour éclaircir complètement la morphologie du lobe céphalique des Maldaniens : la valeur de la plaque céphalique et les yeux unicellulaires latéraux.

La plaque céphalique. — Une coupe transversale (fig. 47) ou longitudinale de cet organe permet de se rendre compte que cette plaque est formée par deux sortes de tissus ; deux couches unicellulaires limitantes et une couche de fibres entre elles. La couche cellulaire n'est rien autre chose que l'épiderme ayant subi de très légères modifications et en continuité parfaite avec l'épiderme du reste du corps ; cet épiderme fait un pli circulaire dont le feuillet interne est mince, et l'externe plus épais. Ce pli n'est que le bord de la plaque céphalique, dont le feuillet interne se continue avec l'épiderme qui forme la surface de la plaque céphalique et dont le feuillet externe se continue avec la paroi latérale de corps.

L'épiderme de toute cette région possède une cuticule (*Cu*) très épaisse formée par plusieurs couches superposées, et deux sortes d'éléments cellulaires le composent ; d'abord des cellules de soutien (*Cl.s*) très minces et allongées se colorant fortement par les colorants d'aniline et montrant du côté basal une structure fibreuse. Leur noyau est très allongé, effilé et fortement coloré par tous les colorants ; la connexion cuticulaire se fait suivant une grande surface, ce qui veut dire que les cellules sont élargies du côté cuticulaire mais elles vont s'amincissant du côté basal ; aussi leur connexion basale est mince et cette extrémité se résout en nombreux filaments qui s'intriquent avec ceux des cellules voisines pour former l'épaisse et très

résistante basale. Entre ces cellules sont enchâssées des cellules glandulaires (*Cl. gl*) allongées aussi et pourvues d'un orifice très distinct qui perce la cuticule. Ces deux sortes d'éléments sont naturellement plus longs dans la paroi externe que dans la paroi interne. Les cellules glandulaires sont moins nombreuses dans cette dernière que dans la première.

Les deux feuillets du pli qui forme le bord de la plaque sont réunis par un tissu fibreux qui n'est autre chose qu'une transformation des muscles pariétaux qui existent dans tous les segments des Polychètes ; on voit, en effet, à l'entrée de la fente du pli, ce tissu fibreux en continuité directe avec des bandes musculaires présentant l'aspect ordinaire des muscles de Polychètes. Du reste l'étude attentive de ce tissu (*M*) montre qu'il est formé en effet par des éléments effilés, pourvus de noyaux très allongés, dont les extrémités se résolvent en filaments, et vont se perdre sur et dans la basale des deux feuillets du bord de la plaque ; souvent une de ces fibres musculaires, qui se colorent très fortement par les couleurs d'aniline et pas du tout par les couleurs de carmin, paraît être en communication directe avec une cellule de soutien de la paroi du pli ; ce n'est qu'une erreur cependant. Sur des préparations fixées à l'acide osmique pendant 24 heures et colorées à la safranine par la méthode de Flemming on peut se convaincre facilement que, toujours, l'insertion de la fibrille musculaire se fait sur la basale et que jamais une cellule épidermique de soutien ne dépasse ni ne traverse la basale. Comme les cellules épidermiques se terminent par de minces filaments et comme les éléments musculaires ont le même aspect, à leur insertion sur la basale, on comprend que, sur des préparations insuffisantes, on ait pu croire à la continuité de ces deux éléments. On a décrit en effet, et maintes fois, de pareilles dispositions qui, si j'en crois ma propre expérience sur un grand nombre de Polychètes, ne reposent que sur des erreurs d'observations. Je n'ai jamais pu voir de cellules musculaires pénétrant réellement dans l'épiderme.

En dehors du rebord de la plaque céphalique les muscles prennent leur aspect ordinaire et forment des tractus nombreux s'insérant d'une

part sur toute la surface de la plaque et de l'autre sur la paroi intestinale.

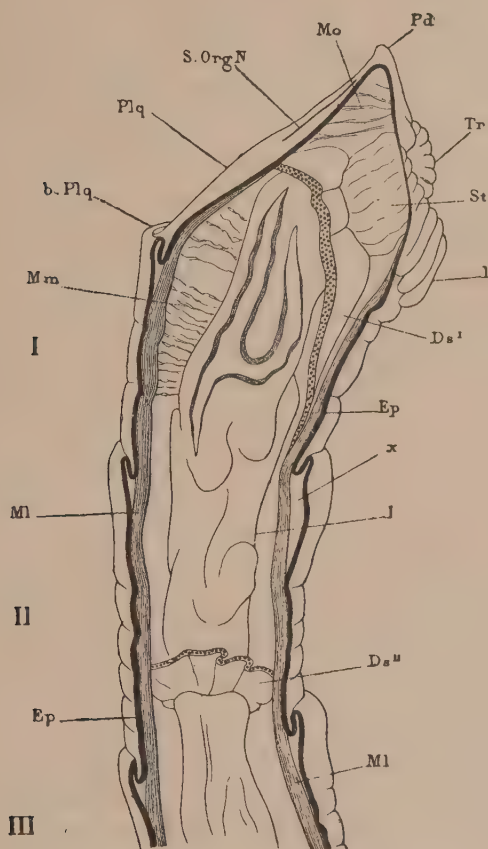


FIG. 8. — *Clymene lombricoides* M. Edw. — Extrémité antérieure vue de profil. Une partie de la paroi dermo-musculaire a été enlevée pour permettre de voir l'organisation interne des segments. Gr. 8 8, d.

Pd, palpode; *S. Org N*, sillon de l'organe nuel; *Pq*, plaque céphalique; *b. Plq*, bord de la plaque céphalique; *Tr*, trompe; *l*, lèvre inférieure; *I-III*, les trois premiers segments.

St, région interne de la trompe (stomodœum); *I*, tube digestif; *Ds^I*, dissépiment du premier segment; *Ds^{II}*, dissépiment du second segment; *Mo*, muscles du lobe céphalique; *Mm*, muscles mésentériques; *Ml*, muscles longitudinaux; *Ep*, coupe de l'épiderme; *X*, espace cavitaire limité par les muscles longitudinaux n'épousant pas les contours de l'épiderme.

On voit donc que la plaque n'est qu'une modification légère de la paroi du corps, et il nous reste à nous demander à quelle région elle appartient. La disposition des muscles rétracteurs de la trompe va nous l'indiquer. Ces muscles, en effet, s'insèrent sur la plaque immédiatement en arrière des sillons de l'organe nuchal (fig. 8 texte) et sur les côtés sur une ligne qui longe à quelque distance ces fentes.

Qu'est-ce que ces muscles ? Leur position et leur insertion sur le tube digestif correspond exactement aux muscles qui existent chez d'autres familles et qui appartiennent au premier segment. Ils s'insèrent dans ce segment sur le flanc interne du pli qui le sépare du lobe céphalique. Partout ces muscles sont employés à former une partie des rétracteurs de la trompe et ils s'insèrent sur le tube digestif exactement à l'endroit où finit la partie ectodermique, c'est-à-dire le Stomodeum ; ils sont donc l'homologue des diaphragmes segmentaires qui, chez beaucoup de Polychètes, relient l'intestin à la paroi du corps.

On peut considérer tout ce qui est en arrière du diaphragme comme n'appartenant pas au lobe céphalique. Il faut donc considérer la plaque céphalique des Maldaniens comme une modification spéciale de la paroi dorsale du premier segment. Cette étude est encore une preuve apportée à l'appui de l'exactitude de l'interprétation du lobe céphalique dans ces familles.

Reste à expliquer la présence des taches oculaires, dans un endroit qui, au moins en partie, appartient au premier segment. On sait que chez beaucoup d'Annélides (*Polyophtalmiens*, *Sabelliens* etc...) des ocellules peuvent se trouver sur d'autres segments que le lobe céphalique. Il n'est donc pas étonnant qu'on en trouve chez les Maldaniens. En outre il faut faire une distinction entre les yeux pluri-cellulaires qui se trouvent toujours sur le lobe céphalique en connexion intime avec le cerveau et entre les yeux uni-cellulaires disposés par groupes ou isolés ; si les premiers montrent chez les Polychètes une grande constance dans leur position, étant toujours pairs et toujours innervés par le cerveau moyen, les seconds naissent n'importe où, n'ont pas de valeur morphologique et ne se forment jamais au même endroit que

les premiers ; on peut donc complètement les négliger dans les interprétations morphologiques.

Au point de vue de leur structure (fig. 58, Oe) ce sont des cellules dont la partie cuticulaire s'est transformée en cristallin, et dont la partie basale, recouverte d'un pigment opaque, se termine par un filament qui n'est autre que la connexion basale. Ce sont du reste de simples cellules épidermiques transformées.

Comparaison avec d'autres types de Polychètes. — Les Maldaniens ne sont pas, au point de vue de leur lobe céphalique, aussi isolés qu'on pourrait le croire à première vue. Les Cirratuliens francs ont aussi leur extrémité antérieure terminée par une pointe conique, que Meyer (88) considère, avec raison, comme l'homologue des deux palpes des Cirratuliens du groupe des *Heterocirrus*. Chez ces deux formes, en effet, c'est le cerveau antérieur qui innerve au moyen de deux nerfs ces deux sortes de régions. Il n'est donc pas douteux que cette homologie ne puisse s'étendre aux palpodes des Maldaniens. Kükenthal (87) assimile la « papille antérieure » des Ophéliens, innervée par deux nerfs partant d'une paire de ganglions antérieurs, aux palpes du *Polygordius*. Il n'est pas douteux non plus que cette papille antérieure ne soit homologue du palpode des Maldaniens. La même chose peut se dire pour l'extrémité antérieure de ce que Eisig (87) nomme « Kopflappen » chez les Capitelliens et qui est innervée aussi par un faisceau de nerfs, naissant dans une masse cérébrale antérieure. Ces appendices antérieurs ont exactement la même structure et presque la même forme que le palpode des Maldaniens, et la seule différence du lobe céphalique de ces derniers d'avec les premiers c'est une soudure moins prononcée du lobe céphalique avec le premier segment et une différence de forme de l'organe nuchal.

Le groupe qui se rapproche le plus, à ce point de vue, des Maldaniens est le groupe des Thélétusiens, comme on peut s'en convaincre dans le travail de Ehlers (92). Chez *Arenicola marina* et *Claparedi*, il y a un « Kopflappen », à la base duquel se trouve l'encéphale, qui donne du côté postérieur deux nerfs se rendant aux deux fentes

ciliées représentant l'organe nuchal. Le soi-disant « Kopflappen » n'est que le palpode des Maldaniens, dont il a la structure. Ces deux Arénicoles forment une série parallèle au Type I des Maldaniens.

Chez *Arenicola Grubei* il n'y a pas de « lobe céphalique distinct », c'est-à-dire de palpode et l'encéphale a la forme d'une bandelette transversale peu épaisse. Cette structure ressemble à notre Type III. Il y a donc chez les Maldaniens et chez les Thélétusiens deux séries parallèles.

Toutes les quatre familles passées en revue et d'autres encore que nous négligeons présentent des affinités réelles dont il doit être tenu compte dans une classification rationnelle.

Résumé. — L'extrémité antérieure du corps des Maldaniens est formée par une portion achète qui doit être considérée comme le résultat de la fusion du lobe céphalique avec le premier segment somatique.

Le lobe céphalique a subi des réductions notables, tant au point de vue de la grandeur, qu'au point de vue des organes sensoriels qu'il supporte. Il présente deux types à l'intérieur de cette famille ; un type plus primitif pourvu d'un appendice impair antérieur, le palpode et un type dérivé du premier, chez lequel même le palpode a disparu. Dans les deux types, il y a un autre organe des sens, l'organe nuchal, qui, chez tous les Maldaniens, a la forme de deux poches étroites et longitudinales, prenant naissance un peu en arrière du palpode et s'étendant, plus ou moins loin, sur la face dorsale, des deux côtés de la ligne médiane. Ces deux types d'organes sont innervés par un cerveau, en forme de bandelette plus ou moins épaisse et plus ou moins arrondie, dans lequel on ne peut distinguer de séparation en lobe ou ganglion. Ce cerveau, en communication avec l'épiderme sur une grande région de sa face supérieure et antérieure, a donc subi une réduction parallèle à celle du lobe céphalique. Le segment buccal embrasse de chaque côté le lobe céphalique qui a la forme d'un coin et est tellement soudé avec ce dernier, qu'une limite réelle entre les deux ne peut être tracée ; néanmoins l'étude anatomique a pu permettre de

constater que les deux régions ont conservé leur connexion normale,

Les yeux, qui forment une série de taches sur les côtés de la région antérieure, sont des yeux uni-cellulaires, n'ayant pas la valeur morphologique des yeux qui se trouvent sur le cerveau moyen des Polychètes rapaces, et paraissent formés, du moins en partie, sur la paroi du segment buccal.

La plaque céphalique qui existe dans une série de Maldaniens, est formée par un pli circulaire de l'épiderme et une transformation des éléments musculaires ordinaires à l'intérieur de ce pli et en dessous de la surface qu'il encadre. Cette formation appartient, à l'exception de la région occupée par l'organe nuchal, au premier segment. En effet, plus de la moitié et le bord circulaire, sont situés en arrière d'un dissépiment servant de rétracteur de la trompe. Ce dissépiment est l'homologue des dissépiments transversaux qui se trouvent dans le tiers postérieur des premiers segments du corps. Son insertion ventrale se fait à la place ordinaire, mais son insertion dorsale se fait un peu en arrière du bord postérieur des fentes de l'organe nuchal. Il est probable que pourtant le dissépiment a conservé sa connexion primitive, mais que la portion du segment, qui s'étend entre son insertion et le bord antérieur du second segment, a subi un notable accroissement et cela expliquerait pourquoi la bouche est ventrale et très en arrière de l'extrémité antérieure au lieu d'être antérieure et subterminale.

Le lobe céphalique tel qu'il vient d'être décrit peut être homologué, région par région, avec ceux moins déformés des Capitelliens, Cirratuliens et Ophéliens : L'homologie est surtout frappante avec les Téléthusiens où se trouvent aussi les deux séries de formes : avec palpode et sans palpode ; du reste ces deux familles ont les plus étroites relations ensemble, comme le montrent aussi d'autres détails d'organisation.

CHAPITRE III

L'ORGANE NUCAL DES POLYCHÈTES

Dans le chapitre précédent il a été fait mention d'un organe sensitif, situé dans la région supérieure et postérieure du lobe céphalique. Cet organe, si différent de forme, a pu néanmoins être considéré comme homologue dans les quatre familles étudiées, grâce à ses connexions constantes avec la même masse cérébrale, le cerveau postérieur.

Il s'agit maintenant de rechercher si cet organe nucal doit être considéré comme un organe typique des Polychètes, ou si c'est une acquisition cœnogénétique d'un certain nombre de familles. L'enquête sommaire qui suit est suffisante pour éclairer cette question.

SPENGEL (81, p. 32 et s.) est le premier qui ait essayé d'établir que l'organe nucal se trouvait très répandu chez les Polychètes. Il rassemble les renseignements bibliographiques existants de son temps, et parvient ainsi à trouver dans 11 familles [*Euniciens*, *Lycoridiens*, *Syllidiens*, *Typhloscolécides*, *Phyllodociens*, *Tomoptériens*, *Polygordius*, *Saccocirrus*, *Opheliens*, *Capitelliens*, *Ariciens*, *Sabelliens*], auxquelles il ajoute le *Ctenodrilus pardalis*, des organes qu'il est tenté d'homologuer, non sans certains doutes, il est vrai, étant donné le peu de données qu'on avait de son temps sur leur innervation.

Il croit, à tort, que les otocystes des *Téléthusiens* sont des organes nucaux tous formés.

EISIG (87, p. 498-500) ajoute encore les *Cirrhatuliens* et *Aelosoma* à la liste de Spengel et conclut à la « sehr weite Verbreitung » des organes nucaux dans la classe des Annelés. La grande différence

qu'il y a entre ces organes dans les diverses familles, ne doit pas être considérée comme ayant grande importance, car les mêmes grandes variations se produisent au sein de la même famille. Il combat l'opinion de Spengel sur les otocystes des Téléthusiens, objectant que les deux organes peuvent coexister chez le même animal.

HATSCHEK (91, p. 425) considère l'organe nucal comme typique chez les Polychètes, et cette opinion est partagée par RACOVITZA (94) qui ajoute les *Amphinomiens* à la liste des familles ayant un organe nucal et par PRUVOT et RACOVITZA (95), qui démontrent que les *Hésioniens* et les *Aphroditien*s sont aussi pourvus de cet organe.

Il est impossible d'exposer ici la bibliographie complète de l'organe nucal chez les Polychètes depuis le travail de Spengel, car elle se confond avec la bibliographie de la systématique de ces animaux, et cela n'aurait pas grand intérêt. Il faut se borner à citer les familles non marquées sur les listes antérieures chez lesquelles l'organe a été trouvé, et un seul auteur ou deux suffiront.

KEFERSTEIN (62, p. 106), chez *Glycera capitata*, et SAINT-JOSEPH (94, p. 23), chez *Glycera gigantea*, et (p. 34) chez *Goniada emerita*, décrivent un appendice vibratil et rétractil de chaque côté de la base du lobe céphalique, qui est certainement un organe nucal.

PRUVOT (85) a trouvé, chez *Nephtys Hombergi*, et SAINT-JOSEPH (94, p. 17), chez *Nephtys caeca*, des fossettes dans la région postérieure du lobe céphalique, qui doivent être homologues à l'organe nucal.

SAINT-JOSEPH (94, p. 106) décrit, chez *Sclerocheilus minutus*, deux organes exertiles du même genre.

PRUVOT (85) a soutenu que le canal sécréteur des néphrydies thoraciques des *Serpulien*s est formé par l'organe nucal transformé, et MEYER (88) a positivement démontré que l'interprétation de son devancier est juste, et il a constaté la même chose pour les *Hermeliens*.

EHLERS (92) a donné une description détaillée de l'organe nucal, soupçonné déjà par JOURDAN (87, p. 282), des *Téléthusien*s.

Dans le présent mémoire ont été étudiées (chapitre II et IV) les organes nucaux des *Amphinomiens* et *Lycoridiens* déjà signalés et ceux des *Chrysopetaliens* et *Maldaniens* décrits ici pour la première fois. A ces quatre familles, je puis ajouter les *Hesioniens*, en me bornant à déclarer que l'organe nucal se trouve parfaitement bien représenté chez *Psamathe cirrata* et *Fallacia sicula* et forme deux bandelettes ciliées sur la région postérieure du lobe céphalique.

L'organe nucal se trouve donc représenté chez les familles suivantes : *Aphroditens*, *Chrysopétaliens*, *Amphinomiens*, *Euniciens*, *Lycoridiens*, *Nephtydiens*, *Glycériens*, *Syllidiens*, *Hésioniens*, *Phyllodociens*, *Tomoptériens*, *Cirrhatulien*, *Capitellien*, *Ophélien*, *Scalibregmidés*, *Téléthusiens*, *Maldaniens*, *Ariciens*, *Hermellien*, *Serpulien*, *Archiannélides*, *Typhloscolécides*, donc chez la grande majorité des Polychètes. Les familles où on ne connaît pas sa présence, le plus souvent pour ne pas l'avoir cherché, contiennent les formes très dégradées et pour sûr pas primitive. On peut donc dire que :

L'organe nucal est un organe typique du lobe céphalique des Polychètes, ce qui veut dire qu'il est hérité de la souche et non une nouvelle acquisition ; ou encore, que tous les Polychètes l'ont ou ont dû l'avoir à un certain stade de leur développement embryonnaire ou phylogénétique.

MORPHOLOGIE. — Les formes que peut revêtir cet organe chez les différents Polychètes sont extrêmement variées et pourraient faire naître des doutes sur la réalité de l'homologie qu'on s'est efforcé d'établir. Il ne faut pas oublier cependant que l'organe nucal n'est que la spécialisation d'un point de la surface sensitive qu'on a appris à connaître sous le nom d'*aire nucale*. Cette spécialisation a pu se faire de différentes manières et séparément dans les différents groupes de Polychètes. La même chose se passe du reste pour les autres aires sensibles. Les palpes et les antennes n'ont pas la même forme dans les différents genres ou familles. Leur aspect peut même varier considérablement, comme l'on peut s'en convaincre sur les descriptions

publiées plus haut (chapitre II), cela n'empêche pas qu'elles ne soient homologues. Je ne veux pas dire que l'antenne impaire des Amphinomiens par exemple est strictement équivalente à l'antenne impaire des Eunicien, c'est-à-dire que toutes les deux dérivent également de l'antenne impaire de la souche commune aux deux familles. Cela peut être ainsi, mais il se peut aussi que chacune ait acquis cet appendice d'une manière indépendante après leur séparation de la souche, qui en était dépourvue sous l'influence des mêmes nécessités. Ce que tous les Polychètes ont hérité de leur souche commune, ce sont les trois aires sensibles pourvues de leur cerveau respectif. Les organes des sens spécialisés n'ont été acquis qu'à des stades divers de leur évolution, et l'organe nuchal comme les autres. L'énorme variation d'aspect de ce dernier montre justement qu'il en a été ainsi, car il est impossible de ramener la forme de tous les organes nuchaux à une forme unique d'organe spécialisé. On peut, par contre, parfaitement s'imaginer comment une surface sensible a pu donner naissance, par des modifications en plusieurs sens, à toutes les formes d'organes nuchaux connus.

Il est impossible, dans l'état actuel des connaissances sur les Polychètes, de donner les différents sens de la variation de l'aire nuchale primitive. Il n'est pas possible de démêler les familles qui ont acquis leur organe spécialisé d'une manière indépendante, ni de connaître celles qui l'ont hérité l'une de l'autre, pas plus que de séparer les ressemblances dues à l'hérédité de celles dues à la convergence. Ce qu'on peut faire, c'est grouper grossièrement les différents organes nuchaux dans les catégories suivantes :

1^o La première catégorie renfermerait les formes dont l'organe nuchal se rapproche le plus de l'état primitif d'aire sensible. Dans ce cas, on a des surfaces ciliées en contact direct avec l'extérieur. Les *Lycoridiens*, *Hésioniens* et le *Staurocephalus* peuvent servir d'exemple.

2^o Une autre catégorie présente l'organe nuchal sous l'état très primitif d'aire ciliée ou bien sous forme de fossette peu indiquée ; mais dans les deux cas se montre un perfectionnement produit par le bord

antérieur du premier segment qui recouvre l'organe et lui forme ainsi un appareil protecteur. Exemple : *Eunice*.

3° La troisième catégorie contiendra des formes chez lesquelles l'organe est plus développé, ce qui a nécessité la formation d'un pli en relief de l'aire sensitive. La surface qui reçoit les sensations est devenue de cette manière plus considérable. Exemple : *Amphinomiens*.

4° Cette catégorie comprend les formes chez lesquelles le pli, au lieu d'être en relief, prend la forme de fossette ou de poche. Exemple : *Maldaniens*.

5° Enfin, la dernière catégorie comprendra les formes dont l'organe nucal est aussi sous forme de poche ou fossette mais dévaginable à volonté, ce qui constitue un grand perfectionnement. Exemples : *Polyophthalmus*, *Capitelliens*.

ANATOMIE ET HISTOLOGIE. — Tous les auteurs qui se sont occupés de cet organe constatent qu'il est formé par une modification souvent très légère de la paroi épidermique du lobe céphalique. Cela est très facile à voir, mais ce qui l'est moins, c'est la disposition des cellules et leur rôle, aussi sur ce sujet les différents auteurs ne sont pas arrivés à une conception suffisante.

Pour MEYER (82, p. 795-796), chez *Polyophthalmus*, l'organe est constitué par des cellules ciliées très allongées qui s'étendent de la cuticule jusque dans une couche ganglionnaire, où leur extrémité opposée plonge. Le nerf nucal se ramifie dans cette couche ganglionnaire.

SPENGEL (82, p. 28-29) décrit, chez *Oligognathus*, les cellules ciliées comme très allongées et pénétrant par leur extrémité basale dans une couche de cellules ganglionnaires, au milieu desquelles se ramifie la masse centrale fibreuse des appendices postérieures [lisez : cerveau postérieur] du cerveau.

PRUVOT (85) décrit l'organe nucal des *Hyalinæcia*, *Lumbriconereis* et *Amotrypane*, comme formé de longues cellules ciliées.

JOURDAN (87, p. 278 et s.) trouve chez *Eunice* de hautes cellules ciliées en forme de fibres « allant de la cuticule à cette sorte de basale

qui constitue la limite inférieure de la substance ponctuée du cerveau », Les cellules se terminent par des filaments qui s'enchevêtrent parmi les cellules de la couche nucléaire sous-jacente.

EISIG (87, p. 79 et s.) décrit chez *Notomastus* deux sortes de cellules. Des cellules ciliées en forme de massue et entre elles, comme éléments de remplacement, des cellules en forme de fuseau. Les premières sont en communication par un ou plusieurs filaments avec une couche sous-jacente de fibres anastomosées, qui est formée par les branches du nerf nuchal entré dans l'épiderme. Du reste tous ces éléments sont tellement anastomosés les uns avec les autres qu'ils forment une masse indissoluble, mais qui néanmoins est une modification de la paroi épidermique.

EHLERS (92, p. 264-265), chez *Arenicola*, n'a vu que des cellules ciliées très hautes.

MALAQUIN (93, p. 184-185) chez les *Syllidiens*, trouve « qu'il existe toujours deux lobes occipitaux de la substance médullaire (substance ponctuée de l'encéphale) se rendant dans ces organes (organes nuchaux) et se mettant en rapport très intime avec les pieds des cellules columnaires épithéliales ».

RETZIUS (95) a découvert, chez *Nereis*, un organe sensitif particulier, qu'il déclare ne pas savoir ce que c'est et qui n'est autre que l'organe nuchal décrit dans le chapitre II de ce mémoire. Il constate qu'en arrière des yeux, se trouve deux aires semilunaires de cellules épidermiques fusiformes. Au-dessous, presque contre le cerveau, se trouvent des cellules « oppositifol-bipolaires », manifestement sensibles, dont l'un des prolongements pénètre entre les cellules fusiformes et l'autre se termine librement dans la masse ponctuée du cerveau.

Toutes les descriptions des auteurs précédents sont exactes, mais toutes aussi sont incomplètes soit parce qu'elles ne donnent que l'aspect superficiel des coupes de l'organe nuchal, soit parce qu'un des éléments est seul décrit, soit parce que les rapports des éléments entre eux n'ont pas été élucidés. C'est Retzius cependant qui a élucidé le mieux cette structure

On trouvera dans le chapitre IV l'étude détaillée de l'organe nuchal

dans diverses familles. Ici seront exposés sommairement les résultats de cette étude.

L'organe nucal dans son ensemble est une partie de la paroi épidermique dans laquelle on trouve les éléments cellulaires suivants :

1° *Cellules de soutien*, de forme variable, en général très allongées, pourvues d'une extrémité cuticulaire large et d'une extrémité basale effilée se résolvant en filaments intriqués dans la basale. Le cytoplasma à une structure fibrillaire et se colore fortement par l'acide osmique et la safranine. Ces cellules bordent les cellules glandulaires et vibratiles.

2° *Cellules glandulaires*, en forme de bouteille à col allongé, comme dans le reste de l'épiderme. Elles sont placées entre les cellules de soutien et ont la structure habituelle.

3° *Cellules ciliées* [en forme de massue (Eisig), columnaires (Pruvot, Jourdan, Meyer, Spengel, Ehlers, Malaquin), fusiformes (Retzius)] ayant une extrémité cuticulaire renflée et ciliée et une extrémité basale effilée, terminée par des filaments intriqués dans la basale. Le cytoplasme est très granuleux et le noyau possède des chromosomes très petits et réguliers.

4° *Cellules nerveuses épidermiques* [couche ganglionnaire (Meyer, Spengel), couche nucléaire (Jourdan), cellules opositipol-bipolaires (Retzius), cellules de remplacement (Eisig)] formées par un corps protoplasmique de dimensions variables, généralement faibles, contenant un noyau arrondi ou légèrement ovoïde, à chromosomes petits, égaux et régulièrement disposés. L'extrémité cuticulaire est toujours constituée par un filament qui arrive jusqu'à la cuticule et qui passe entre deux cellules ciliées. L'extrémité basale forme aussi un ou plusieurs filaments ou fibres. Le filament unique ou l'un des filaments, quand il y en a plusieurs, se rend soit directement dans la substance ponctuée, pour s'y terminer, quand l'organe nucal est accolé au cerveau postérieur, ou bien forme un nerf nucal, quand l'organe est éloigné du cerveau.

5° *Cellules migratrices*, remplies d'un pigment jaune que Haller (89)

a déjà signalé avec doute il est vrai dans la chaîne ganglionnaire de *Lumbricus agricola* et dont la véritable nature et provenance a été démontrée expérimentalement par *Racovitza* (95). La disposition de ces éléments à l'intérieur de la paroi de l'organe nucal est irrégulière. Ils sont surtout cantonnés entre les extrémités basales des cellules.

Ces cinq catégories d'éléments sont les seules qui entrent dans la constitution de l'organe nucal. Leur connexion est toujours celle indiquée; seulement leur position varie avec les diverses modalités que peut présenter l'organe nucal.

Au point de vue de l'importance, on peut diviser les cinq sortes d'éléments en trois catégories:

a) *Éléments essentiels*. — Ce sont les cellules ciliées et les cellules nerveuses épidermiques, car ce sont elles qui donnent leur caractère à l'organe nucal.

Les premières ont une disposition constante; elles s'étendent toujours de la cuticule à la basale de la paroi épidermique qui forme l'organe nucal, mais leur groupement sur l'aire nucale peut varier de diverses manières. Elles peuvent par exemple former une surface plus ou moins étendue (*Nereis*), des bandes longitudinales (*Euphrosyne*) ou équatoriales (*Chrysopetalum*), etc.

Les cellules nerveuses épidermiques ont toujours l'extrémité cuticulaire fibrillaire située entre les cellules ciliées et aboutissant à la cuticule, et leur extrémité basale fibrillaire aussi terminée dans la substance ponctuée, mais le corps cellulaire avec le noyau peut avoir des positions variées. Le corps cellulaire peut être situé dans la paroi épidermique même, et alors le filament basal est très long et constitue un nerf, tandis que le filament cuticulaire est très court (*Maldaniens*), ou bien le corps cellulaire a quitté la paroi épidermique pour se placer près de la masse du cerveau postérieur, et alors le filament cuticulaire est très long et forme un nerf bien net (*Chrysopetalum*) si l'organe nucal est très éloigné du cerveau postérieur, ou un nerf très court (*Nereis*) quand l'organe nucal est tout contre le cerveau. Quoiqu'il en soit les rapports sont toujours les mêmes dans tous les

cas. Pour bien comprendre cela, il faut s'imaginer une fibre passant entre les cellules ciliées et aboutissant d'un côté à la cuticule et de l'autre à la substance ponctuée et un corps cellulaire pouvant glisser le long de cette fibre. Quelle que soit la position du corps cellulaire, les connexions de la fibre seront toujours les mêmes, cela se comprend facilement. Les éléments essentiels peuvent constituer à eux seuls tout l'organe nucal (*Nereis*) ou bien s'accompagner des :

b) *Éléments accessoires*, les cellules glandulaires et de soutien.

Les premières sont généralement groupées, et forment des bandes longitudinales (*Euphrosyne*) ou bien des régions bien délimitées. (*Chrysopetalum*), mais elles peuvent aussi être placées isolément parmi les cellules de soutien en des endroits déterminés, comme par exemple à l'entrée des orifices des organes nucaux en forme de fossettes ou poches (crête de l'organe nucal des *Maldaniens*).

Les cellules de soutien bordent les éléments essentiels ou bien les cellules glandulaires.

c) *Éléments accidentels*. Ce sont les cellules migratrices qui génétiquement n'ont rien de commun avec les autres éléments et dont la présence dans la paroi nucale est due à un phénomène de diapédèse excrétoire.

DÉVELOPPEMENT et HISTOGENÈSE. — On ne possède malheureusement que des données fort sommaires sur ce sujet. Le seul auteur qui en ait fait une étude sérieuse c'est :

KLEINENBERG (86, p. 31-73), aussi faut-il se borner à résumer ce que cet auteur a décrit chez *Lopadorynchus* et *Phyllodoce*. Dans la région préorale de la larve se trouvent deux plaques sensibles désignées sous le nom de « Sinnesplatten ». Aux bords, en regard de ces deux plaques, se forment les antennes postérieures, et aux bords opposés, l'épiderme se déprime pour former deux fossettes, les organes nucaux. Les cellules qui forment le fond de l'invagination, prennent la forme de hautes pyramides et leurs noyaux reculent vers la base pendant que le cytoplasme devient finement granuleux et clair. Des cils vibratils naissent à la surface de ces cellules.

Ensuite les cils s'allongent et deux cellules nerveuses de grande taille (Reflexzellen) apparaissent à la base de l'organe et envoient leur *prolongement principal* entre les cellules ciliées. A cet état l'organe n'est pas encore dévaginable, mais bientôt les muscles apparaissent à sa face interne, et une partie de la paroi s'épaissit beaucoup par la multiplication des cellules (certainement nerveuses, Auct.). Quand les derniers caractères larvaires ont disparu, l'organe nucal devient de plus en plus ovoïde et il peut être dévaginé.

La paroi interne de la fossette nucale est en continuité avec la « Simesplatte » et à cet endroit a lieu une prolifération active des cellules en profondeur. Il se forme ainsi un ganglion nerveux qui se divise en deux ; une portion interne qui se soude à l'encéphale en formant un lobe postérieur de chaque côté, et une portion externe qui reste unie à l'organe nucal et forme chez l'adulte le ganglion olfactif.

PHYSIOLOGIE. — Tous les auteurs sont d'accord pour considérer l'organe nucal comme un organe sensitif à l'exception de QUATREFAGES (50, p. 14) qui fait de cet organe chez *Polyophthalmus*, un appareil analogue à celui des Rotifères destiné à amener à la bouche les particules alimentaires. Mais l'accord est loin d'être établi en ce qui concerne la qualité de la sensation. Il est du reste difficile d'arriver à quelque chose de précis étant donné que les expériences manquent complètement et qu'on est réduit aux conjectures.

KEFERSTEIN (62, p. 124) et FISCHER (83, p. 271) attribuent à l'organe nucal des *Capitelliens* une fonction tactile. Cette opinion doit être rejetée avec certitude, car les organes tactiles ont une toute autre structure.

MEYER (82, p. 796) KLEINENBERG (86) et EISIG (87, p. 703-705) attribuent à l'organe nucal, une fonction olfactive. Le dernier constate que les fonctions visuelles, tactiles, gustatives et auditives, sont représentées chez les Polychètes, par des organes dont la fonction a pu être déterminée avec assurance. Il ne resterait donc que la fonction olfactive pour l'organe nucal.

JOURDAN (87, p. 283) pense que tout ce qu'on peut dire c'est que

ce n'est pas un organe visuel, tactil ou auditif. Il est téméraire de lui attribuer la fonction du goût [l'auteur ignore que ces organes existent chez les Euniciens (*Auct.*)] ou d'odorat. Il est difficile de déterminer les fonctions sensorielles des animaux aquatiques, et il est possible que ces organes aient des fonctions mixtes (olfactives et tactiles, par exemple). En tous cas, les organes nucaux ne sont pas des organes bien actifs. (Pourquoi?)

MALAQUIN (93, p. 185-186) soutient que ce n'est pas un organe olfactif. Ne serait-il pas plutôt « chargé de percevoir les ondes liquides produites par un mouvement étranger? La disposition en fossette de l'organe [Malaquin oublie que ce n'est pas le cas général (*Auct.*)] et surtout celle qui existe chez *Odontosyllis* et *Eusyllis*, ou, grâce à la lame protectrice qui peut à volonté, en se relevant, augmenter la perception sensorielle, est favorable à cette hypothèse ». (Pourquoi?)

L'opinion de Malaquin ne paraît pas justifiée. Comment un organe, dont les cils produisent un courant d'eau continu à sa surface, peut-il enregistrer les ondes liquides produites par les mouvements étrangers? Très souvent il est en forme de fossette très profonde, non dévaginable, où les mouvements de l'eau ont peine à se faire sentir. Les Polychètes munis de longs appendices se rendent compte par les mouvements imprimés à ces derniers des variations dans l'état statique de leur milieu.

La fonction olfactive, quoique non démontrée, me paraît plus probable et cela pour les raisons suivantes :

En procédant par élimination, il ne reste que cette fonction à attribuer à l'organe nucal qui a une structure différente de tous les autres organes des sens.

Cet organe possède des cellules vibratiles, des cellules glandulaires et des cellules nerveuses ressemblant tout à fait aux éléments analogues des épithéliums olfactifs des animaux supérieurs. Ces trois ordres d'éléments sont caractéristiques des organes olfactifs en général.

Si l'on observe les Polychètes à organe nucal dévaginable, on voit

qu'ils n'évaginient leurs organes nucaux que lorsqu'ils sont tout à fait tranquilles, après que les mouvements de l'eau ont cessé. Dès qu'on remue l'eau de la cuvette où ils sont placés, ils les rétractent avec rapidité. Il résulte de là qu'ils ne dévaginient pas l'organe pour avoir une sensation plus nette des ondes liquides. Au contraire, dès qu'ils ont la sensation d'un mouvement étranger au moyen d'autres organes ils s'empressent de mettre leur organe nucal à l'abri du danger qui s'annonce. L'organe nucal sert aux Polychètes justement quand il n'y a pas de mouvement dans le milieu liquide où ils sont plongés. Les cils qui sont à sa surface, forcent les couches liquides à passer sur l'organe pour être examinés successivement. C'est il semble la meilleure manière d'interpréter la structure de cet organe et l'usage qu'en font les animaux.

TRANSFORMATIONS MORPHOLOGIQUES ET FONCTIONNELLES. — Chez les *Serpuliens* et *Hermelliens*, l'organe nucal subit une transformation bien curieuse. PRUVOT (85, p. 116) a émis l'idée que l'extrémité supérieure des glandes thoraciques de *Serpula*, sont les homologues de cet organe et MEYER (88, p. 629-634) a démontré l'exactitude de cette interprétation aussi bien pour les *Serpulliens* que pour les *Hermelliens*. Meyer a démontré que l'orifice des néphridies thoraciques est situé sur le lobe céphalique. Au point de vue du développement, toute la partie ectodermique du canal néphridial, appartient à la région préorale et ne se réunit que secondairement au reste de la néphridie qui appartient au second segment. Même pendant un certain temps les deux tubes néphridiaux s'ouvrent séparément en arrière de l'orifice définitif qui se développe comme une fente ciliée, accolée à la portion de l'encéphale qui correspond au cerveau postérieur. Les nerfs correspondant aux nerfs nucaux des autres Polychètes innervent aussi cette région des néphridies thoraciques.

Si cette interprétation est exacte, il n'en est pas de même de celle de SPENGEL (81, p. 32) qui considère les otocystes des *Arenicola* comme des transformations de l'organe nucal. Cela n'est pas possible; d'abord, parce que les deux catégories d'organes coexistent

chez les mêmes formes et ensuite parce que l'organe nucal appartient à la région céphalique et l'otocyste à la région somatique.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES GROUPES. — Citons seulement les *Oligochètes*, animaux dérivés des Polychètes, qui sont pourvus quelquefois de cet organe (*Clenodrilus*, *Aelosoma*). Les fossettes vibratiles de *Nemertes* sont probablement les homologues de ces organes, et aussi les organes ciliées des *Planaires*. N'ayant pas d'observations nouvelles à présenter à ce sujet, je me borne à ces indications.

Résumé. — Les Polychètes possèdent à la face postérieure du lobe céphalique une aire sensitive, l'*aire nucale*, sur laquelle se développe, dans la grande majorité des cas, un organe des sens spécialisé, l'*organe nucal*.

L'aire nucale, par sa présence constante et ses connexions toujours les mêmes, doit être considérée comme typique pour les Polychètes, c'est-à-dire héritée de leur souche. Par contre, les organes nucaux qui n'existent pas toujours et qui sont d'une variabilité très grande, peuvent être considérés comme des acquisitions indépendantes de chaque famille ou groupe de familles.

Il n'est pas encore possible de grouper des organes, d'après les relations phylogénétiques qui unissent les Polychètes qui les portent ; aussi doit-on se borner à les grouper au moyen de leur forme extérieure. On obtient alors les cinq catégories suivantes ;

1° Surfaces plus ou moins planes en contact direct avec le milieu ambiant.

2° Surfaces planes ou fossettes peu profondes pourvues d'un appareil protecteur, formé en général par le bord antérieur du premier segment.

3° Crêtes et plis faisant plus ou moins saillie à la surface épidermique.

4° Fossettes ou poches profondes non dévaginables.

5° Fossettes dévaginables. Il va sans dire qu'on trouve tous les intermédiaires entre quelques-unes de ces catégories.

L'organe nucal est une modification de l'épiderme, et toutes les parties qui entrent dans sa constitution ne sont que des transformations des parties constituant de cette couche cellulaire. Les éléments qui peuvent entrer dans sa constitution n'ont pas la même importance. Il y a les *éléments essentiels* qui donnent leur caractère à l'organe et qui peuvent exister seuls. Ce sont les cellules ciliées ou vibratiles qui ne dépassent pas l'épaisseur de l'épiderme et les cellules nerveuses fusiformes, dont le prolongement cuticulaire passe en deux cellules de la première catégorie et dont le prolongement basal se rend dans le cerveau postérieur. Les prolongements cuticulaires et basaux peuvent l'un ou l'autre former un nerf, suivant que le corps cellulaire de la cellule nerveuse est placé près du cerveau ou dans l'épaisseur de l'épiderme. Les *éléments accessoires* sont les cellules de soutien et les cellules glandulaires; ces dernières forment en général des agglomérations bien délimitées. Enfin il y a un *élément accidentel*, la cellule migratrice, comme dans le reste de l'épiderme.

Le développement de l'organe nucal montre aussi que son origine est purement épidermique, et montre que les relations entre les cellules nerveuses et vibratiles sont primitives.

La fonction de l'organe est probablement une fonction semblable à la fonction olfactive des animaux supérieurs. La structure de l'organe et l'usage que paraissent en faire les Polychètes le démontre jusqu'à un certain point.

Chez les Serpuliens et Hermelliens, cet organe forme la partie ectodermique du canal des néphridies thoraciques.

On trouve des organes analogues à l'organe nucal chez les Oligochètes, Nemertiens et Planaires.

CHAPITRE IV

STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE LA RÉGION NUCALE

I. — **Euphrosyne Audouini** (Costa).

Planche II, fig. 11-17, et Planche III, fig. 18-21.

§ 1. — HISTORIQUE

Mac Intosh (94, p. 55-57) est le seul auteur qui se soit occupé de la structure intime de la caroncule. Il constate que cet organe, en forme de langue, a une cuticule mince et que la plus grande partie de l'aire interne est formée par des cellules hypodermiques et des granules. Il décrit ensuite une quantité de fibres qu'il considère comme musculaires et qui sillonnent l'organe dans tous les sens. La description est tellement obscure et ses figures sont si peu claires que, malgré l'application que j'y ai mise et malgré la connaissance personnelle que j'ai de l'organe, je n'ai rien pu comprendre. Ainsi, il décrit une espèce de voûte qui serait formée de fibres musculaires dont les éléments pénétreraient en s'iradiant dans l'hypoderme, fait qui serait unique s'il était exact car personne à ma connaissance n'a trouvé des muscles entre les cellules épidermiques des Polychètes. En dessous de la voûte seraient des muscles qui s'inséreraient sur le raphé buccal; cette origine des muscles transversaux est exactement observée comme on le verra plus tard. Il dit aussi que le cerveau donne un nerf en arrière pour l'organe nocal, ce qui est inexact, et différentes fibres tout autour pour le même but, ce qui n'existe pas. L'auteur a certainement confondu les fibres musculaires avec les cellules de soutien très allongées de la paroi de la caroncule. Il prend aussi le cerveau postérieur pour un organe glandulaire à cause du pigment qui s'y trouve. Les dessins qui accompagnent le travail sont tout à fait rudimentaires et représentent des coupes mal orientées sur lesquelles aucune cellule n'a

été marquée ; du reste on n'y trouve aucune interprétation de cet organe.

RACOVITZA (94) décrit sommairement l'innervation de l'organe et le cerveau postérieur en leur donnant leur véritable signification. Il déclare que la structure histologique ressemble à la structure histologique des organes similaires chez les autres Polychètes. C'est ce qui reste maintenant à démontrer.

§ 2. — LA CARONCULE

DISPOSITION GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS (fig. 11-14). — Pour la forme extérieure et pour la situation, je renvoie à ce qui a été dit à propos du lobe céphalique (chapitre I).

Un coup d'œil jeté sur les figures représentant les coupes longitudinales (fig. 11, 12) ou les coupes transversales (fig. 13) montre que la caroncule n'est qu'une simple évagination de la paroi postérieure du lobe céphalique. C'est une espèce d'ampoule dont l'orifice est plus étroit que le diamètre et qui a été forcée de prendre une forme allongée par le fait que la partie postérieure du lobe céphalique a été écrasée entre les moitiés des premiers segments rabattus en avant. En même temps, trois plis longitudinaux se sont formés dans toute la partie évaginée. Un pli médian à paroi épaisse sur toute son étendue et pourvu d'une cavité centrale bien marquée. C'est ce qui a été appelé lobe médian (*Org N. lm*). Il est flanqué de chaque côté d'un pli (lobe latéral, *Org N. ll.*) beaucoup plus bas, ayant le flanc interne très épais, tandis que le flanc externe est très mince. La cavité centrale de ces deux plis n'est que virtuelle, les deux flancs étant appliqués l'un sur l'autre.

La cuticule du dos du premier segment et du reste du lobe céphalique se poursuit d'une manière ininterrompue sur la caroncule et les cellules de l'épiderme font de même. Cela ne souffre pas la moindre difficulté d'interprétation, quoique les cellules de la paroi de la caroncule aient subi des modifications particulières qui seront étudiées plus tard.

Il paraît en être autrement pour les muscles ; en effet, on distingue

dans la caroncule deux sortes de groupements de ces éléments.

Les muscles transversaux (*Mc* fig. 13) qui se trouvent situés seulement en dessous de la fente longitudinale qui donne entrée à l'ampoule formée par l'organe nucal. Ils forment sur toute la longueur de la fente une espèce de grillage transversal à barreaux assez larges.

Les muscles longitudinaux (*Mn* et *Mo*, fig. 12) ont une direction perpendiculaire sur les premiers, ils passent entre les fibres des muscles transversaux et vont s'insérer, d'une part, sur toute la basale qui tapisse la face interne du lobe médian de la caroncule et, d'autre part, une partie s'insère sur un pli de l'œsophage (*I*) qui se trouve en dessous de la caroncule, tandis que d'autres fibres, moins nombreuses il est vrai, s'insèrent aussi sur l'œsophage, mais légèrement en arrière. Comme l'insertion supérieure de ces muscles suit toute la paroi interne du lobe médian, il se forme ainsi à l'intérieur de la caroncule, un dissépiment musculaire situé exactement dans le plan sagittal du corps. Cet appareil musculaire, si bien développé et si particulier est une simple modification, au fond très légère, de la disposition habituelle des muscles de la paroi céphalique. En effet, les muscles transversaux (*Mc*) sont en continuation directe avec les muscles qui suivent la paroi céphalique et les muscles longitudinaux ou nucaux (*Mn*) sont les mêmes que les muscles qui traversent en tous sens cette cavité. Lors de la formation des trois plis qui ont donné naissance à la caroncule, les muscles circulaires ou pariétaux sont restés en place n'ayant pas été intéressés par la formation de l'ampoule; au contraire, les muscles obliques insérés sur la basale de la portion qui a été distendue et plissée, ont dû suivre cette partie dans les mouvements qu'elle a subi. Ils ont gardé leur connection habituelle, leur longueur seule est devenue plus considérable.

Le péritoine revêt naturellement les fibres musculaires et les parois de la caroncule non occupées par ces derniers et se continue naturellement avec le reste du péritoine du cœlome céphalique.

On voit donc que l'organe nucal ou la caroncule est formé exactement des mêmes parties qu'une portion quelconque de la paroi du lobe céphalique. Il nous resterait à expliquer la formation et la signification

du nerf nuchal et du cerveau postérieur, ce que nous allons faire dans un autre paragraphe ; passons maintenant à l'étude histologique de chacun des éléments dont il a été parlé.

CUTICULE (fig. 14, *Cu*). — Cette membrane présente une structure tout à fait particulière qui, je crois, n'a pas été signalée encore chez les Polychètes ; on y distingue deux niveaux.

Le niveau inférieur (*Cu*), celui qui se trouve immédiatement au-dessus de l'épiderme, présente l'aspect et la structure d'une cuticule ordinaire. C'est une membrane hyaline, montrant sur les coupes une succession de couches qui sont bien distinctes surtout aux plis ; l'épaisseur de ce niveau est en général assez grande, mais au niveau des plis l'épaisseur devient beaucoup plus considérable. A la partie supérieure se trouve un autre niveau (*Cu. b*), dont l'épaisseur dépasse légèrement celle du niveau inférieur ; les éléments qui le constituent sont de petits cylindres hyalins paraissant formés de la même substance que la cuticule. Ces bâtonnets sont placés côte à côte et ce sont eux qui donnent à la caroncule l'aspect duveté qui la caractérise. La plus grande hauteur des bâtonnets est réalisée au sommet des trois plis de la caroncule. Mais par contre ils disparaissent complètement dans les gouttières ciliées ; à cet endroit aussi le niveau inférieur s'amincit beaucoup.

ÉPIDERME. — Dans la caroncule comme dans toutes les régions du corps, cette couche cellulaire se compose des éléments suivants qui seront successivement étudiés : Les cellules de soutien, les cellules glandulaires, les cellules nerveuses et les cellules migratrices auxquelles viennent s'ajouter les cellules ciliées. La plus grande épaisseur de la paroi épidermique se trouve réalisée dans la région moyenne de la caroncule et encore, pour préciser davantage, dans le lobe médian et les flancs internes des lobes latéraux. En avant et en arrière, l'épaisseur diminue beaucoup et dans le flanc externe des lobes latéraux l'épiderme ne forme qu'une toute petite membrane de cellule aplatie.

1. CELLULES DE SOUTIEN (fig. 14 et 20, *Cl. s.*). — Dans les flancs

externes des plis latéraux de la caroncule, ces éléments ont exactement la même apparence que dans l'épiderme ordinaire du corps. Ce sont des cellules allongées, pourvues de noyaux ovales et touchant d'un côté à la cuticule (*connexion cuticulaire* (1) qu'elles secrètent et de l'autre côté intriquant leurs filaments postérieurs (*connexion basale*) avec ceux des cellules voisines pour former une membrane basale. Au fur et à mesure que la paroi épidermique augmente en épaisseur, ces cellules subissent une modification considérable par le fait de l'allongement qu'elles doivent supporter.

A cet état de transformation (fig. 14 et 15) ces éléments sont formés par une partie distale plus ou moins conique qui contient le noyau et par une partie extrêmement allongée et très mince qui va se terminer à la basale. Le noyau suit la forme générale de la cellule; plus la cellule est étirée et plus le noyau devient long. Ceci arrive surtout dans les plis qui séparent le lobe médian de la caroncule des lobes latéraux, endroit où les cellules de soutien sont très comprimées. La chromatine est distribuée en petites granules de forme irrégulière et le réseau achromatique est très difficilement visible. Le cytoplasma se colore très fortement par la safranine et par l'acide osmique. Du côté antérieur, dans la partie plus épaissie, on observe des granulations sphériques de grosseur variable distribuées surtout autour du noyau. La connexion cuticulaire (*kc*) se fait sur un large espace, d'autant plus large que la paroi épidermique est plus épaisse et cela s'explique par le fait qu'à cet endroit aussi, ces cellules sont éloignées l'une de l'autre beaucoup plus que dans les plis, par exemple. La connexion basale (*kb*) s'établit naturellement à l'aide des filaments dans lesquels se résout la base de la cellule, mais très souvent cette disposition pri-

(1) Un des résultats de l'étude exposée dans ce chapitre sera de démontrer que toute la région nucale provient de la transformation d'une partie de l'épiderme céphalique. Dans l'épiderme, les cellules sont placées à côté l'une de l'autre sur une seule rangée. Tous les éléments arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre à la basale, ce qui fait que toutes les cellules sont primitivement *bipolaires*. J'ai donné à l'extrémité qui touche la cuticule le nom d'*extrémité* ou *connexion cuticulaire* (*kc*), et à l'autre: *extrémité* ou *connexion basale* (*kb*). Il sera tenu compte dans la description de chaque catégorie de cellules de ces deux connexions ou extrémités.

mitive ne peut plus être discernée car la basale forme une membrane compacte.

Ces cellules comme toujours ont été primitivement accolées les unes aux autres sur toute leur longueur, mais par le développement des cellules inférieures elles ont été séparées sur une grande partie de leur étendue et notamment dans la partie effilée de leur corps cellulaire. L'union donc ne se fait que du côté cuticulaire et du côté basal. Dans le premier cas, dans les endroits où la paroi est très épaisse, ces cellules ont sur des coupes transversales la forme de T, aussi l'union ne se fait-elle que suivant les petites branches verticales du T; dans d'autres endroits, l'union se fait sur une plus ou moins grande partie de leur paroi latérale. Du côté basal, l'union se fait naturellement au moyen des filaments terminaux.

2. CELLULES GLANDULAIRES (fig. 14, *Cl. gl.*). — Ces cellules forment une bande étroite et longitudinale sur le sommet des trois lobes de la caroncule. Les cellules ont la forme pyramidale, elles sont épaisses et volumineuses, leur noyau est plus ou moins ovale et situé dans le tiers inférieur de la cellule. La substance chromatique est distribuée en très fines granules et il n'y a pas de nucléole. Le cytoplasma, dans les préparations fixées à la liqueur de Flemming, paraît formé d'une masse de très fines granules, mais le subliné montre qu'il est divisé en vésicules sphériques de dimension égale. La connexion cuticulaire se fait sur un très large espace et la connexion basale se fait comme toujours par les filaments terminaux qui se confondent dans la basale. L'union des cellules entre elles se fait sur toute la paroi latérale et par l'intrication des filaments terminaux. Sur une coupe transversale on trouve en général deux ou trois de ces cellules, flanquées à droite et à gauche par un groupe de cellules de soutien unies entre elles sur toute leur longueur et unies de la même manière aux cellules glandulaires.

3. CELLULES CILIÉES (fig. 14 et 20, *Cl. v.*). — Ces éléments sont fusiformes; ils commencent à la cuticule par une extrémité renflée qui diminue jusque vers la moitié de la longueur totale, puis arrivent un renflement assez important qui contient le noyau et ensuite la cellule s'effile encore une fois. Du reste la forme de ces cellules dépend de la

place que lui laissent les autres éléments et souvent on peut voir que ces cellules ont plus ou moins la forme de pyramide. Leur noyau est plus gros que celui des autres cellules; il est ovalaire et sa chromatine est distribuée en granules de forme irrégulièrement arrondie. Le cytoplasma, quel que soit le mode de fixation, est très finement granulé et faiblement coloré.

La connexion basale (*hb*) se fait à l'aide des filaments terminaux, mais la connexion cuticulaire (*hc*) présente une particularité importante. Dans les nombreuses coupes que nous avons examinées le plasma n'arrivait jamais jusqu'à la cuticule très mince qui limite cette région vers l'extérieur. Le bord des cellules (*pl*, fig. 14) à cet endroit forme une ligne très irrégulière. En regardant de plus près et avec de très forts grossissements, on aperçoit que le bord de la cellule donne de petits prolongements, et chaque prolongement se poursuit dans un cil qui traverse la cuticule par un orifice. Il y a donc en avant du plasma cellulaire un espace qui n'est occupé que par les racines des cils. C'est ce que les différents auteurs ont appelé *le plateau* (*pl*) s'imaginant avoir affaire à une région striée du protoplasma. Les cils ne sont donc que des filaments protoplasmiques ayant formé à leur surface une substance plus compacte et plus claire que le plasma cellulaire, une sorte de cuticule extrêmement mince. On sait que ce phénomène se passe souvent à la surface de masses protoplasmiques, placées en contact direct avec l'extérieur.

La minceur de la cuticule s'explique aussi par le fait que la cellule de soutien type, pourvue d'un puissant pouvoir cuticuligène, en se transformant en cellule vibratile, a perdu une partie de ce pouvoir au profit d'autres propriétés qui caractérisent cette dernière.

L'union des cellules ciliées entre elles se fait sur toute leur surface latérale et aussi dans la basale par l'intrication des filaments basaux. Avec les cellules de soutien qui limitent la bande ciliée des deux côtés, l'union se fait exactement de la même manière.

Il n'est pas douteux que ces cellules, ayant les mêmes connexions que les cellules de soutien et que les cellules glandulaires, ne soient des formations absolument homologues entre elles. Si chez les

cellules de soutien, c'est la structure membraneuse, filamenteuse, qui a pris un développement considérable aux dépens des autres propriétés protoplasmiques, chez les cellules glandulaires c'est la propriété sécrétrice, et chez les cellules ciliées c'est la propriété de former des cils; mais au fond tous ces éléments divers se réduisent à une même forme de cellules primitives qui possèdent, au même degré et également développées, toutes les propriétés protoplasmiques.

On a vu que la distribution des cellules sensibles se fait d'un manière parfaitement régulière. Elles forment des sillons longitudinaux sur les trois lobes de la caroncule. Ce qui démontre qu'il n'en a pas été primitivement ainsi, c'est la présence aussi de ces éléments sur d'autres régions de la caroncule. On trouve, en effet, un (fig. 14), rarement deux, de ces éléments irrégulièrement distribués à la surface de l'organe. Dans ce cas leur structure est identique à ce que nous avons vu plus haut et elles sont enchâssées aussi dans des cellules de soutien. Il est possible que primitivement la caroncule était formée par une évagination épidermique contenant un grand nombre de cellules ciliées irrégulièrement distribuées. Ce n'est que plus tard que ces éléments se sont rangés en lignes parallèles, probablement en même temps que se produisait l'aplatissement latéral de la caroncule.

4. CELLULES NERVEUSES ÉPIDERMIQUES (fig. 14-15 et 18-19, *Cl.n.ep.*).

— On rencontre, sur les coupes, ces éléments en grand nombre entre la partie basale et la partie renflée des cellules de soutien, parmi les prolongements allongés de ces dernières. On les trouve sous deux formes principales, suivant qu'on a affaire à un endroit passant près d'une bande ciliée ou à un endroit éloigné de cette dernière et, de même, leur forme varie suivant que la coupe passe du côté antérieur ou postérieur et dans le milieu de la caroncule.

La figure 15 montre une coupe à 1/300 de millim. passant dans le tiers antérieur de la caroncule, à l'endroit où se forme le pli qui sépare le lobe supérieur d'un des lobes latéraux de la caroncule. Les cellules nerveuses (*Cl.n.ep.*³) sur le milieu de la coupe ont une forme à peu près triangulaire; le noyau est rond, clair et pourvu de

chromatine distribuée en granules sphériques régulièrement distribuées à l'intérieur du caryoplasma. Il n'y a pas de nucléoles et le réseau achromatique n'est pas visible. Le cytoplasma est fortement coloré par l'acide osmique et se présente comme une masse très finement granuleuse et non homogène. La partie, en effet, qui environne le noyau est plus fortement colorée que le reste et il y a même sur les bords une mince bande qui ne paraît pas être colorée du tout. De chacun des angles part un filament qui très rapidement devient d'une très grande finesse. En général deux de ces filaments sont dirigés dans un plan perpendiculaire et sont situés, à peu près, l'un sur le prolongement de l'autre ; l'une des fibres (*N.kc*) se dirige vers la partie supérieure, c'est-à-dire vers la bande ciliée, l'autre (*N.kb*) se dirige du côté inférieur, c'est-à-dire vers une branche du nerf nual. Un troisième filament est situé dans le même plan que les deux précédents, seulement sa direction est perpendiculaire à la direction des premiers et il se dirige vers la basale (*Bs*). En certain endroit de la coupe on voit que le filament supérieur se dirige vers la cuticule (fig. 19, *kc*) et paraît arriver jusqu'à cette dernière. Ce fait ne se voit pas chez toutes les cellules, car ces filaments ne sont que rarement assez courts pour avoir leur origine et leur terminaison près l'une de l'autre. Mais quoi qu'il en soit, les exemples que nous avons pu voir nous permettent de dire avec beaucoup de certitude que le filament supérieur forme la connexion cuticulaire de la cellule. Ces cellules à filaments supérieurs courts sont celles qui sont le plus rapprochées des cellules ciliées. Plus on s'éloigne de ces dernières plus on voit le filament augmenter de longueur. Il est donc permis de supposer que même les cellules de la base du lobe médian dirigent leurs filaments supérieurs vers les bandes ciliées et que ces mêmes filaments arrivent à la cuticule qui recouvre les cellules ciliées. Le filament inférieur peut être vu fréquemment se terminer dans la basale et s'enchevêtrer avec les filaments des autres cellules. On est donc en droit de conclure que tous les filaments ayant cette direction sont au moins une des connexions basales des cellules ganglionnaires et qu'ils sont homologues des filaments terminaux des autres

cellules. Enfin le troisième filament se rend dans le nerf nucal, mais il n'a pas pu être suivi au delà. Comme le nerf se rend dans le cerveau postérieur et comme ce dernier est recouvert par une basale, on peut considérer ce filament comme une seconde connexion basale de la cellule nerveuse.

On ne trouve jamais de cellules ayant plus de trois filaments, mais on en trouve qui paraissent en avoir moins; ainsi, dans la fig. 18, on voit des cellules fusiformes (*Cl.n.ep*²) extrêmement allongées pourvues de deux filaments seulement. On a reconnu dans l'un le filament formant la connexion cuticulaire, dans l'autre celui qui constitue la connexion basale. On n'aurait donc, dans ce cas, qu'une seule connexion basale. D'autres éléments (fig. 15. *Cl.nep*²) sont aussi fusiformes, mais ils présentent un filament ou connexion basale (*kb*), et un filament situé dans le prolongement du premier (*ke*), qui n'a pas pu être suivi, mais qui probablement est une connexion cuticulaire. D'autres cellules encore paraissent unipolaires (fig. 15, *Cl.n.ep*¹) avec, soit seulement des connexions basales primaires, soit une connexion cuticulaire, soit avec seulement un filament se rendant dans le nerf. D'autres éléments sont parfaitement arrondis (*Cl.n.ep*⁰) et ne paraissent avoir aucun prolongement. Toutes ces formes de cellules sont sûrement de même nature, comme le montre l'identité de structure de leur protoplasme et de leur noyau. Seulement les cellules bipolaires et les cellules tripolaires existent seules en réalité; il est probable, en effet, que les autres sont des produits artificiels, c'est-à-dire des coupes de cellules bipolaires ou tripolaires. Il faut les considérer comme des portions de cellules et non pas comme des cellules entières.

Ces éléments cellulaires ne sont nullement unis entre eux et nulle part je n'ai pu voir des anastomoses de filament. J'ai remarqué pourtant deux cellules très rapprochées l'une de l'autre et réunies par un gros tractus protoplasmique très court. Ce sont certainement deux cellules provenant de la division d'une cellule mère et non encore séparées l'une de l'autre. Ces deux cellules étaient dépourvues de tout autre filament, ressemblaient donc absolument aux cellules sphériques et sans prolongement (*Cl.nep*⁰) que nous avons cité plus haut. On

peut se demander aussi si ces dernières ne sont pas des cellules qui vont subir une division.

L'union des cellules nerveuses avec les cellules de soutien ne se fait pas comme pour les autres éléments. Les cellules nerveuses et leurs filaments sont intriqués dans l'espèce de grillage formé par les prolongements des cellules de soutien. Les filaments des connexions basales s'intriquent avec les filaments terminaux des autres cellules et les filaments qui forment la connexion cuticulaire s'appliquent probablement sur un certain espace à la paroi des cellules ciliées ou de soutien.

La distribution des cellules, que nous avons étudiées, à l'intérieur de la paroi de la caroncule est la suivante : Dans la région médiane du lobe supérieur et dans la région médiane du flanc interne des lobes latéraux ces cellules sont très abondantes et la distance qui sépare la basale de la cuticule est très considérable. Dans le lobe médian il faut distinguer encore la région qui est au-dessous des bandes ciliées de la région qui est entre ces bandes ; dans la première les cellules sont très abondantes, elles atteignent leur plus grand développement, c'est ici surtout qu'on trouve les formes tripolaires ; elles sont au contraire moins abondantes entre les bandes ciliées. En général, si on prend leur distribution en partant de la basale vers la cuticule, on trouve d'abord des cellules bipolaires et des cellules arrondies, ensuite une bande médiane de cellules tripolaires et bipolaires avec de très forts prolongements et ensuite des cellules bipolaires précédées de cellules arrondies. Le flanc externe des lobes latéraux est réduit à une mince couche épidermique et ne possède pas de cellules nerveuses. Dans la région postérieure de la caroncule (fig. 11, X) les cellules nerveuses sont extrêmement serrées les unes contre les autres, et sont très nombreuses mais leur corps cellulaire est extrêmement réduit. Cette région prend l'aspect de certains ganglions spécialisés composés de petites cellules. L'épaisseur de l'épiderme est plus faible qu'au milieu de l'organe. Du côté antérieur, la paroi de la caroncule est pourvue de cellules assez grandes mais peu considérables en nombre.

5. CELLULES MIGRATRICES (fig. 15 et 19, *Cl. m.*). — La paroi de l'épiderme

contient beaucoup de granules de pigment distribuées irrégulièrement dans toute son épaisseur et dans toute son étendue. Ce sont des amas de sphérules réfringentes, de couleur jaune foncé, qui sont distribuées avec peu de régularité par petits amas arrondis. On ne tarde pas à constater, à un endroit plus ou moins central de cet amas, un noyau de forme très variable avec la chromatine faiblement colorée et distribuée en petits paquets irréguliers, donnant l'impression d'un noyau en voie de dégénérescence. Ces amas pigmentés doivent être considérés comme des cellules migratrices. Les granules sont plus nombreuses autour du noyau qu'à la périphérie, comme c'est le cas chez les Amibocytes en général. La membrane cellulaire n'existe plus ou du moins il ne nous a pas été possible de la voir; du reste il n'y aurait rien d'étrange à ce qu'elle fut absente, puisque ses éléments comme le montre leur noyau, sont des éléments en voie de disparition. Un autre type de cellules migratrices se présente sous la forme de corps arrondis limités par une membrane, avec un noyau en voie de dégénérescence, souvent formé de chromatine compacte peu colorée et dont le cytoplasma est bourré de granulations fines ou grossières. Quoi qu'il en soit ces éléments sont en si grand nombre dans la caroncule à cause de la facilité que présente pour la diapédèse les tissus lâches de cet organe. Une fois à l'intérieur de la caroncule ces cellules meurent et leur contenu, les granules, sont laissées à l'intérieur de l'épiderme. On rencontre souvent, en effet, des amas de granules non pourvus de noyau.

Les relations que ces cellules contractent avec les autres, sont purement accidentelles et dépendent de la place offerte à la cellule migratrice. Elles sont plus nombreuses, dans les endroits où la diapédèse est plus facile; c'est, je crois, l'unique raison de leur répartition.

6. MEMBRANE BASALE (fig. 14-15 et fig. 20, Bs). — D'après tout ce qui vient d'être dit plus haut, cette couche est uniquement formée par l'enchevêtrement des fibres terminales des différentes catégories de cellules qui composent l'épiderme. Ce n'est donc ni une sécrétion ni une formation indépendante des cellules, mais bien un complexe de prolongement cellulaire. Ces fibres ou filaments ne sont pas toujours

visibles car assez souvent il se produit un tassement, un accolement des fibres entre elles, qui font paraître la basale comme une lame compacte, mais toutes les fois que les circonstances sont favorables, on reconnaît que la basale n'est qu'un feutrage de filaments.

Outre les prolongements cellulaires que nous avons mentionnés, d'autres prolongements prennent part à la confection de cette couche; ce sont les filaments terminaux des fibres musculaires, comme nous le verrons dans le paragraphe suivant. On voit donc que la basale n'est pas seulement un feutrage de filaments cellulaires de l'épiderme mais encore un complexe hétérogène qui ne mérite certes pas le nom de membrane; nous lui avons conservé ce nom pour la commodité de l'expression.

MUSCLES (fig. 16 et 21). — Les fibres musculaires qui se trouvent à l'intérieur de la cavité de la caroncule ont subi une déformation considérable par étirement, mais les fibres normales de l'intérieur de la cavité céphalique sont fusiformes, terminées par deux extrémités extrêmement allongées et filamenteuses. Le corps de la fibre est formé par une masse fibrillaire fortement colorée par la safranine qui constitue la partie contractile de la cellule. Sur un des flancs se trouve un noyau ovalaire, très allongé, clair, pourvu de points chromatiques irréguliers et montrant très nettement un réseau.

Les fibres musculaires de la caroncule (*Mn*), je veux parler des fibres longitudinales qui s'insèrent au sommet du lobe moyen, ont subi un étirement très considérable. Ils sont filiformes ou présentent de place en place des renflements. Leur noyau est constitué comme celui des fibres normales, seulement la masse cellulaire qui enveloppe ce dernier est devenue tellement mince qu'elle est presque invisible. L'une des extrémités est extrêmement effilée et le filament va se terminer dans la basale (fig. 21) de la paroi caronculeaire en s'intriquant avec les filaments terminaux des cellules épidermiques (*Cl.s*). On voit très nettement le filament arriver perpendiculairement sur la basale et à cet endroit se couder en angle droit et s'étendre très loin dans cette membrane. L'autre extrémité est aussi effilée, et le filament se

termine comme le précédent dans la basale d'un pli de l'œsophage. A l'intérieur de la cavité céphalique (fig. 12, *Mo*), ces fibres sont accolées l'une à l'autre et forment des petits faisceaux ; mais à l'intérieur de la cavité de la caroncule (fig. 12, *Mn*) les faisceaux se disjoint, deviennent plus petits, et même souvent on voit des fibres isolées s'insérant toutes seules dans la basale. Les muscles transversaux, ceux qui ferment l'orifice d'évagination de la caroncule sont constitués comme des fibres musculaires normales ; n'ayant pas subi d'étirement ils n'ont pas eu à se modifier

Il a été dit que les fibres verticales et les fibres transversales se croisaient à l'entrée de l'orifice de la caroncule ; l'endroit où ce phénomène se produit (fig. 16) présente à l'étude un intérêt tout particulier. Les fibres longitudinales (*Fm. Mo* et *Fm. Mn*), enveloppent en effet les faisceaux de fibres transversales (*Fm. Mc*) en formant des espèces de gaines ou d'anneaux à travers lesquelles passent les fibres transversales. Il se produit nécessairement à cet endroit un frottement qui est peut-être la cause des modifications qu'on observe dans cette région. En effet toute cette partie des fibres longitudinales (*Ta*) se présente comme un tissu formé par une substance homogène qui ne montre plus aussi nettement les fibrilles longitudinales comme dans les muscles des autres régions. En outre la safranine ne colore pas du tout cette partie, qui a une couleur jaune contrastant très vivement avec le rouge très foncé des muscles. Il s'est formé donc un tissu comparable au tissu tendineux. Cas unique, croyons-nous, dans les muscles des invertébrés, muscles lisses s'il en fut. Il est bien probable que cette transformation est due au frottement et à la traction mécanique comme c'est le cas pour les tendons des vertébrés qui naissent aussi par la transformation des fibres musculaires.

Il est très peu probable que les muscles que nous avons décrits servent à faire mouvoir la caroncule, du moins les muscles perpendiculaires, et nous croyons volontiers que l'insertion caronculaire de ces muscles sert plutôt de point fixe et que ce sont les plis œsophagiens qui sont mis en mouvement par l'appareil contractile. Ces muscles sont homologues aux muscles obliques de la partie postérieure du

lobe céphalique des Polychètes pourvus de tentacules et ne servent pas au mouvement du lobe céphalique, mais au mouvement de l'œsophage ou du vestibule buccal. Nous n'avons du reste jamais observé chez l'animal vivant des mouvements de la caroncule.

PÉRITOINE. — Cette couche extrêmement mince est formée comme toujours de larges cellules aplaties pourvues de noyaux très allongés, à fines granules chromatiques. Cette membrane tapisse la basale, recouvre les faisceaux musculaires et tous les organes qui se trouvent à l'intérieur aussi bien de la cavité céphalique que de la cavité de la caroncule.

§ 3. — CERVEAU POSTÉRIEUR

DISPOSITION GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS (fig. 14 et 17). — On sait, d'après ce qui a été dit dans la partie anatomique, que cet appareil se trouve situé en dessous de l'extrémité antérieure de la caroncule et en dessus et en arrière du cerveau moyen. Deux masses arrondies parfaitement symétriques le composent et chacune donne en avant un gros nerf qui se dirige d'abord verticalement dans la caroncule et se divise à l'extrémité antérieure de cette dernière en deux branches. La branche inférieure immédiatement après sa naissance se recourbe en angle droit et parcourt la base du flanc interne du lobe latéral de la caroncule dans toute sa longueur ; la branche supérieure continue pendant un certain temps son trajet vertical, mais, arrivée à la base du lobe médian de la caroncule, elle se recourbe aussi en angle droit et le parcourt dans toute la longueur. Le ganglion lui-même est formé par une partie centrale allongée dans la direction de l'axe de cet organe, partie qui est formée par la substance ponctuée. Le nerf de la caroncule s'y rend et en même temps, plus en dedans, la substance ponctuée du cerveau postérieur se continue avec la substance ponctuée du cerveau moyen par l'intermédiaire d'une courte et étroite bande commissurale.

La substance ponctuée est entourée par une couche corticale de cellules ganglionnaires qui lui font un revêtement épais et ininterrompu, s'amincissant seulement à l'endroit où le nerf pénètre dans la caroncule. Autour de la bande ponctuée commissurale qui unit le cerveau moyen au cerveau postérieur, les cellules de ce dernier passent insensiblement aux cellules du premier. Du côté tout à fait postérieur un amas de pigment jaune (*pg*) forme une calotte dans cette région du cerveau postérieur. Le tout est recouvert par une membrane lacuneuse qui à son tour est doublée par le péritoine.

Il faut étudier maintenant chacune des parties en détail.

a) Ganglion.

Les deux ganglions qui forment le cerveau postérieur, étant parfaitement symétriques, la description ne portera que sur l'un d'eux.

1° CELLULES NERVEUSES GANGLIONNAIRES (fig. 17, *Cl. n. g*). — La forme de ces éléments est arrondie, et sans présenter une régularité géométrique, la forme n'en est pas moins à peu près constante chez toutes les cellules de la couche corticale du ganglion. Le noyau situé au milieu de la cellule est sphérique, son contenu est très clair et la chromatine, très fortement colorée par tous les colorants, se présente sous forme de granules sphériques régulièrement distribuées à l'intérieur du noyau. Le cytoplasma laisse voir très nettement, lorsqu'on a affaire à des préparations fixées à la liqueur de Flemming, une différenciation très nette. Autour du noyau, le plasma forme une masse très finement granulée et uniforme, se colorant fortement par l'acide osmique. Cette masse forme à la périphérie des prolongements nombreux comme des pseudopodes qui arrivent jusqu'à la limite externe de la cellule. Sur le pourtour de la cellule et dans l'espace libre laissé par les prolongements de la partie centrale se trouve le plasma incolore sans structure apparente.

La cellule ainsi formée est dépourvue de membrane visible. Elle donne du côté où se trouve le nerf ou dans sa direction un prolongement (*kc*) ou fibre nerveuse assez considérable qui, chez les cellules

situées à la limite du nerf, se rend dans ce dernier comme on peut le voir avec une très grande facilité. Du côté opposé, il nous a semblé voir plusieurs fois un ou deux très minces filaments se rendant vers la périphérie du ganglion, mais ces filaments sont très difficilement visibles, donc extrêmement délicats. Les cellules ganglionnaires se trouvent toujours à une certaine distance les unes des autres et nous n'avons jamais pu voir quoi que ce soit qui puisse faire croire à une union directe de ces éléments entre eux. Autant que nous avons pu en juger, d'après la direction des gros prolongements de ces cellules à l'intérieur du nerf, les cellules ganglionnaires doivent entrer en connexion avec la partie épidermique de la caroncule et probablement avec la région des bandes ciliées. Le gros prolongement serait donc la connexion cuticulaire de ces éléments; les autres filaments, très fins, représenteraient la connexion basale.

2° NÉVROGLIE (fig. 17, U). — Les cellules ganglionnaires sur les coupes se montrent situées dans les mailles d'un réseau très large; ce réseau est plus visible sur les coupes un peu épaisses ($1/150$ de millim.) que sur les coupes très minces ($1/300$ de millim.), où les mailles deviennent très irrégulières et même en certains endroits paraissent manquer complètement, les cellules nerveuses paraissant se trouver au milieu d'un feutrage irrégulier. Quoi qu'il en soit, les filaments qui composent le feutrage ou le réseau sont formés par une substance hyaline paraissant quelquefois homogène, quelquefois striée en long, mais toujours faiblement ou point colorée du tout. Les mailles sont beaucoup plus serrées du côté postérieur que du côté antérieur où elles ont une tendance à s'allonger et à prendre l'aspect d'un grillage ou d'un complexe de fibres allongées suivant la même direction. On les voit nettement se continuer dans la substance ponctuée et entrer avec le nerf à l'intérieur de la paroi de la caroncule. Ces fibres et mailles constituent la névroglie. Il est facile d'arriver à rapprocher cette structure du ganglion de celle que nous avons appris à connaître dans la paroi caronculaire. Il serait donc très légitime, je crois, de rapprocher les filaments de la névroglie des filaments des longues cellules de soutien qu'on a vu entourer les cellules nerveuses de l'organe.

2° PIGMENT (fig. 17, *pg*). — Dans la région postérieure du ganglion nucal, tout à fait à la périphérie, les mailles du réseau de la névroglie ne contiennent pas de cellules nerveuses, mais contiennent du pigment. C'est une masse formée de granules sphériques réfringentes de couleur jaune ayant le même aspect que le pigment que nous avons appris à connaître à l'intérieur de la paroi caronculaire. Il a été même possible de voir, en quelques endroits, au milieu du pigment, des noyaux qui ne ressemblaient en rien aux noyaux des cellules ganglionnaires, mais qui étaient identiques comme aspect aux noyaux en voie de dégénérescence qui ont été trouvés à l'intérieur des cellules migratrices dans la paroi de la caroncule. Il est donc certain que ce pigment doit son origine à la diapédèse des globules blancs à l'intérieur du ganglion. Du reste ce pigment se trouve aussi disposé de la même manière dans la région postérieure du cerveau moyen.

4° MEMBRANE PROPRE. — Tout à fait à la périphérie il n'y a plus de cellule ganglionnaire, il persiste cependant quelques rangées de mailles névrogliales vides ; ces mailles s'aplatissent de plus en plus et leurs parois arrivent à s'accoler ; il se forme ainsi une sorte de membrane qui n'est pas indépendante et qui n'est simplement qu'une continuation de la névroglie. Cette paroi se continue sur la partie amincie et antérieure du ganglion, elle se continue sur le nerf et à l'entrée de ce dernier dans la paroi caronculaire elle se confond avec la basale des premières assises de cellules épidermiques. Cette couche représente donc, en tout et en partie, la membrane basale et n'en est que sa continuation.

PÉRITOINE (fig. 17, *Cl. pr.*). — Cette membrane recouvre aussi bien le ganglion que le nerf, elle passe ininterrompue de ce dernier sur la paroi interne de l'épiderme de la caroncule. Le nerf avec le ganglion est donc une partie extra-péritonéale sur tout son parcours, et le nerf ne perce pas comme on a dit souvent le péritoine. Au point de vue histologique, il n'y a rien à ajouter à ce qu'on a dit à propos du péritoine caronculaire.

b) *Nerf.*

Le nerf est en continuation directe avec la substance ponctuée, ce qui du reste est absolument nécessaire étant donné que le nerf et la substance ponctuée d'un ganglion quelconque, ne sont qu'une seule et même chose, puisqu'ils sont formés uniquement de prolongements de cellules nerveuses d'une part et de filaments névrogliques de l'autre. La paroi caronculaire (fig. 15) est un très bon sujet d'étude à ce point de vue. On voit en effet que, dès que quelques filaments de cellules ganglionnaires se réunissent pour former un mince faisceau (*N.kb* et *N.kc*), elles prennent immédiatement un aspect identique à celui des nerfs, en ce sens que la substance ponctuée apparaît et cela provient de ce que beaucoup de fibres sont coupées transversalement.

Le nerf caronculaire a une origine très complexe. Il naît d'abord dans le ganglion par les prolongements des cellules ganglionnaires de cette région, cela ne fait pas l'ombre d'un doute. Toutes les cellules disposées sur son parcours lui envoient leur filaments.

Il est tout aussi net et tout aussi incontestable que, dans la paroi caronculaire, les cellules nerveuses que nous avons étudiées lui envoient chacune des fibres. Le nerf est donc formé d'un côté par les connexions cuticulaires des cellules ganglionnaires du cerveau postérieur, et d'un autre côté par les connexions basales des cellules nerveuses de la paroi caronculaire.

Quoi qu'il en soit le nerf est formé d'une manière identique dans le lobe moyen et dans les lobes latéraux.

§ 4. — COMPARAISON DU GANGLION AVEC LA PAROI CARONCULAIRE

Maintenant qu'on connaît ces deux parties de la région nucale au point de vue histologique, on peut essayer de jeter un coup d'œil d'ensemble et comparer les divers éléments entre eux.

Les cellules nerveuses se laissent facilement homologuer entre elles. La différence de forme est demandée par la nature des prolongements d'une part, et par le groupement des cellules entre elles d'autre part. Il est nécessaire que des cellules placées l'une à côté de l'autre et donnant un prolongement se dirigeant d'un seul et même côté, il est naturel, dis-je, que ces cellules deviennent plus ou moins allongées. C'est le cas des cellules du ganglion mais aussi le cas de quelques cellules bipolaires de la paroi épidermique. C'est à cette dernière catégorie que nous aimerions à les comparer, en homologuant le filament qui se rend dans le nerf au filament qui forme la connexion cuticulaire, et les filaments très minces se dirigeant vers la périphérie au filament qui forme la connexion basale des cellules bipolaires et qui dans certains cas est aussi très court. Il est naturel de penser aussi que des cellules à trois prolongements prennent forcément une forme triangulaire et deviennent plus ou moins lamellaires, comme cela se présente pour certaines cellules de la paroi épidermique.

Comme structure, le rapprochement s'impose encore plus; les noyaux sont identiques. Le plasma des cellules nerveuses du ganglion présente une différenciation en partie centrale colorée et partie périphérique hyaline qui est bien plus nette il est vrai que celles qu'on observe dans les cellules caronculaires. Mais cette différence n'est pas une différence fondamentale, c'est une différence de plus ou de moins. Les deux sortes de cellules n'ont pas de membrane.

Quoi qu'il en soit ces différences sont légères et il est légitime d'homologuer ces deux catégories d'éléments et cela d'autant plus que dans les endroits où les ganglions des différents cerveaux sont en communication avec l'épiderme, ces éléments passent insensiblement les uns aux autres. Il est important aussi que ces éléments aient gardé leur connexion aussi bien avec la basale qu'avec la cuticule.

Les cellules nerveuses de la caroncule sont situées entre les mailles formées par les cellules de soutien; les cellules nerveuses du ganglion sont situées entre les mailles de la névroglie. Prolongement des cellules de soutien et névroglie ne serait-ce pas des tissus homologues?

Il nous semble difficile de ne pas l'admettre et ne peut-on pas dire la même chose de la substance ponctuée qui occupe le centre du ganglion et des nombreux faisceaux de fibres nerveuses qui parcourent l'épiderme caronculaire? Au fond, la seule différence apparaît dans l'absence complète de tout ce qui de près ou de loin ressemble à l'intérieur du ganglion à une connexion cuticulaire. De même il y a absence de cellules ciliées, de cellules glandulaires et de la région des cellules de soutien qui contient le noyau. Cette différence disparaît complètement si on compare le ganglion à la région inférieure de l'épiderme caronculaire dans la partie où les glandes et les cellules sensitives sont absentes. Dans ce cas et si l'on admet les homologues discutées plus haut il y a identité complète.

Comment se définirait alors le ganglion du cerveau postérieur et naturellement un ganglion cérébroïde quelconque? Nous croyons que la définition serait à peu près celle-ci : *Un ganglion cérébroïde n'est qu'une hernie intracœlomique de la partie inférieure d'une région épidermique transformée en organe des sens.*

II. — *Chrysopetalum* débile (Grube).

Planche 10, fig. 33 et 34.

ORGANE NUCAL

DISPOSITION GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS (fig. 33). — Dans le chapitre II la forme générale de l'organe nual et sa situation ont été décrites avec détail. Rappelons seulement que cet organe a une forme sphérique et qu'il est parcouru suivant le plan équatorial par un sillon assez large fortement cilié.

L'organe au point de vue morphologique peut être considéré comme une simple évagination de la paroi dermo-musculaire. Aussi y trouve-t-on tous les éléments qui entrent dans la constitution de cette paroi avec pourtant des modifications en rapport avec le rôle spécial qu'ils

ont à jouer. Les cellules glandulaires se sont groupées toutes du côté antérieur où elles forment une masse qui fait hernie à l'intérieur de la cavité de l'organe. Les cellules ciliées sont situées au-dessous et tout le long du sillon équatorial mentionné plus haut. Comme elles ont pris un grand développement, elles remplissent presque entièrement avec leur base la cavité de l'organe. Les cellules nerveuses épidermiques ne sont représentées dans l'organe que par leur connexion cuticulaire formant de chaque côté un nerf ; le corps de la cellule se trouve dans la cavité du lobe céphalique parmi les cellules qui forment le cerveau postérieur.

Les cellules de soutien sont distribuées entre les autres catégories de cellules et elles forment des épithéliums plats ou cylindriques suivant que la paroi est plus ou moins étirée.

Le péritoine a été refoulé aussi à l'intérieur de la cavité de l'organe où se trouvent aussi des fibres musculaires.

Je vais décrire maintenant chaque élément en particulier.

CUTICULE (Cu). — Cette couche au point de vue de la structure ne présente rien de particulier. La seule chose qu'on peut mentionner c'est que, très épaisse sur la paroi du corps, elle s'amincit beaucoup à la surface de l'organe nuchal. Elle est aussi percée de trous en face des cellules glandulaires pour permettre la sortie du mucus et de pores très fins destinés au passage des cils à l'intérieur du sillon équatorial.

ÉPIDERME. — Cette couche cellulaire est formée par des cellules de soutien, glandulaires et ciliées et contient en outre les fibres des deux branches du nerf nuchal.

1° CELLULES DE SOUTIEN (Cl. s). — Ces éléments sont la continuation des cellules épidermiques de la paroi du corps. Leur forme est très variable et dépend de l'épaisseur qu'a dû prendre la paroi par l'extension des cellules des autres catégories. Ainsi elles sont très aplaties dans le pédoncule de l'organe et dans la paroi postérieure. Elles sont par contre filiformes, du moins dans leur partie postérieure, entre les cellules glandulaires. Comme toujours leur forme est simplement

fonction de la place que leur laisse les autres éléments. Les noyaux, dépourvus de nucléoles et contenant des points chromatiques irréguliers, subissent des variations parallèles à celles des cellules. Ils sont en effet ronds dans les cellules plates et ovales dans les cellules allongées. Les connexions basales et cuticulaires possèdent les rapports ordinaires.

2° CELLULES GLANDULAIRES (*Cl. gl.*). — La forme de ces éléments est comme d'habitude celle d'une bouteille à très long goulot, débouchant par un petit orifice à l'extérieur. Leur contenu présente des particularités plus curieuses, car l'aspect varie suivant la méthode histologique employée. Sur des coupes fixées au sublimé acétique et colorées au carmin aluné et à l'éosine (fig. 33), le contenu se présente comme une agglomération de petites vésicules irrégulières noyées dans une masse homogène. Chaque petite vésicule est formée par une grande quantité de sphérules très petites, paraissant contenir un liquide. Les grandes vésicules paraissent limitées par une membrane excessivement mince.

Sur des préparations fixées à la liqueur de Flemming et colorées à la safranine (fig. 34, B), l'aspect du contenu des cellules glandulaires change complètement. On voit en effet, à l'intérieur de la membrane de la cellule 4, une masse homogène transparente non colorée entourant une grande quantité de petits corps ovalaires (*h'*), très fortement colorés en rouge très foncé par la safranine. Ces corps paraissent homogènes mais n'en sont pas moins constitués par des petites sphères que nous avons vu se colorer en jaune par l'autre méthode.

Cette structure n'est pas du reste exceptionnelle chez les Polychètes ni dans le règne animal. Les cellules dont il est question ici correspondent au « Kugelzellen » des auteurs allemands. La partie très fortement colorée par la safranine est formée par du mucus en voie de formation, la partie homogène, par contre, est le mucus déjà préparé et qui provient de la transformation et de la fusion des petites cellules mentionnées. J'ai décrit ailleurs chez les céphalopodes un mode de sécrétion analogue (1).

(1) RACOVITZA (E. G). Notes de biologie. — III. Mœurs et fécondation de la *Rossia Macrossoma*. [*Arch. Zool. Exp. et Gén.* 3^e ser. T. II. 1894, p. 491-539, pl. XIX-XXI.]

Le noyau de ces cellules a une forme irrégulière et ses chromostômes sont fusionnés et indistincts, ce qui démontre qu'ils sont en voie de dégénérescence, comme dans toutes les cellules sécrétrices arrivées au complet développement.

Les connexions basales et cuticulaires sont aussi disposées comme d'habitude.

3° CELLULES CILIÉES (*Cl. v*). — Ces éléments forment une couche ininterrompue au-dessous du sillon vibratile. Leur forme est celle de cylindres très-allongés, et irréguliers puisque la région qui avoisine la cuticule est beaucoup plus mince que leur extrémité opposée. Cette dernière région est même légèrement renflée pour permettre aux noyaux d'y trouver place. Sur des préparations à la liqueur de Flemming (fig. 34, A), leur forme est la suivante : immédiatement au-dessous de la cuticule la cellule paraît évasée, élargie, puis vient une partie amincie et ensuite généralement deux renflements séparés par un léger sillon. C'est dans le renflement le plus éloigné de la cuticule que se trouve situé le noyau.

Le cytoplasme se colore légèrement par l'acide osmique et fortement par l'éosine. Mais quelle que soit la méthode employée il se présente toujours comme une masse sombre et excessivement granuleuse. Cet aspect est conservé dans toute l'étendue de la cellule. Une mince bande antérieure subcuticulaire présente un aspect différent ; on y remarque, en effet, une striation verticale qui est due aux bases des cils qui forment le sillon vibratile. Le même fait a été signalé à propos de l'organe nucal des *Euphrosynes*.

Le cytoplasme contient aussi des inclusions qui prennent un aspect différent suivant la méthode histologique employée. Sur des préparations fixées au sublimé et colorées au carmin aluné et à l'éosine (fig. 33) on peut voir, dans les environs du noyau, des masses irrégulières ayant absorbé avec force les deux substances colorantes. L'aspect des préparations faites à la liqueur de Flemming et colorées à la safranine (fig. 34) est complètement différent. On observe, en effet, au-dessus du noyau, une vacuole ovale bordée de granulations protoplasmiques beaucoup plus denses que celles du reste de la cellule. A

l'intérieur se trouve un liquide hyalin entourant un corps ovalaire (*h*) de même forme que la vacuole et très vivement colorée par la safranine. La substance qui le forme paraît tout à fait homogène; j'ai vu sur des séries de coupe provenant de plusieurs échantillons que ces corps existaient dans presque toutes les cellules, toujours au-dessus du noyau et toujours une seule par cellule.

La première idée qui vient est que ces corps sont des parasites. Leur structure cependant fait voir qu'il n'en est rien et de plus, si on les compare aux vésicules qu'on a appris à connaître par l'étude des cellules glandulaires (fig. 34, *A.h'*), on peut, croyons-nous, se rendre compte facilement de leur nature. Il faut, je crois, les considérer comme des balles de mucus qui présenterait le phénomène curieux d'être disposées avec une très grande régularité.

Le noyau, comme dans les cellules homologues de l'autre type étudié, est parfaitement sphérique et possède une grande quantité de chromosômes de même taille, très petits et régulièrement distribués. Comme on l'a déjà dit, le noyau se trouve relégué dans la région tout à fait postérieure de la cellule.

Il n'est point besoin d'insister sur les connexions basales et cuticulaires qui ont gardé leur rapport habituel. L'union de ces cellules entre elles s'établit suivant leurs faces latérales, sans l'intermédiaire d'autres types de cellules. Sur la limite de la zone ciliée elles sont en contact avec les cellules de soutien ordinaires.

4° CELLULES NERVEUSES ÉPIDERMQUES. — L'examen approfondi de la paroi épidermique de l'organe nucal montre l'absence complète des cellules nerveuses que nous avons appris à connaître, dans la paroi caronculaire des Euphrosynes. Cependant on voit très nettement deux nerfs (fig. 32 *Nn*), établir une relation entre le cerveau postérieur et la bande ciliée de l'organe nucal. Il est facile de voir que le nerf se rend dans la masse ponctuée du cerveau postérieur. On peut de même voir des prolongements des cellules de ce cerveau se rendre dans le nerf, comme on peut suivre aussi très nettement les deux branches du nerf à travers le pédoncule et jusque, de chaque côté de la ligne médiane, dans la paroi de l'organe nucal, plus particulièrement dans

la région du sillon cilié. A cet endroit le nerf se divise en fibrilles qui se rendent entre les cellules sensibles.

D'après ce qu'on a vu chez *Euphrosyne*, le prolongement des cellules nerveuses épidermiques, situées sur le trajet du nerf nuchal et dans le cerveau postérieur, se dirige vers la surface externe et sont par conséquent les connexions cuticulaires de ces cellules. Il est donc légitime de considérer le nerf de l'organe nuchal chez *Chrysopetalum* comme formé uniquement par les connexions cuticulaires des cellules épidermiques nerveuses. La seule différence qu'il y a entre le type précédemment étudié et celui-ci, consiste dans l'émigration du corps des cellules nerveuses dans le cerveau postérieur. En effet, tandis que chez *Euphrosyne* les cellules nerveuses épidermiques sont demeurées à l'intérieur de la paroi épidermique, chez *Chrysopetalum* elles ont complètement délaissé cette paroi pour se localiser dans le cerveau postérieur, mais les relations des cellules entre elles ont conservé les mêmes rapports et les connexions cuticulaires et basales sont restées les mêmes.

5° MEMBRANE BASALE. — Le petit nombre de cellules, qui entrent dans la composition de la paroi caronculaire, fait que la basale est extrêmement peu marquée. Comme en effet cette membrane est formée par l'enchevêtrement des connexions basales et qu'il n'y a qu'une seule épaisseur de cellule, forcément elle doit être très réduite.

MUSCLES (Nn). — Quelques fibrilles musculaires pénètrent à l'intérieur de la cavité générale de l'organe et s'insèrent sur la basale comme d'ordinaire. Le pédoncule en contient plus que le reste de la cavité. Leur faible développement fait supposer que l'organe ne doit pas être très mobile. Tout au plus peut-on lui accorder un mouvement d'oscillation autour du pédoncule.

PÉRITOINE. — Cette couche cellulaire tapisse comme toujours la membrane basale et enveloppe des muscles. Il n'y a rien de particulier à en dire.

Résumé. — L'organe nuchal du *Chrysopetalum* est une évagina-

tion de la paroi dermo-musculaire du corps. Il contient donc tous les éléments de cette paroi. Il faut le concevoir comme une sphère creuse dont la cavité a été comblée, presque en totalité, par une hernie antérieure occasionnée par le grand développement des cellules glandulaires et par une hernie circulaire, disposée suivant un plan équatorial, occasionné par les cellules ciliées.

On trouve dans la paroi, des cellules glandulaires en avant formant un petit organe muqueux et une bande de cellules ciliées à protoplasme granuleux et à noyau situé dans la région postérieure. Le reste de la paroi est formé de cellules de soutien. Ces trois sortes de cellules présentent leurs connexions habituelles. Les cellules nerveuses épidermiques n'existant pas dans cette paroi, leur connexion cuticulaire persiste seule sous forme de nerf nucal, tandis que le corps cellulaire s'est retiré dans le cerveau postérieur. La basale est très mince parce que peu de connexions basales prennent part à sa formation. Un très petit nombre de muscles peuvent donner une mobilité relative à l'organe.

III. — *Clymene lombricoïdes*. (M. EDW.).

Planche V, f. 45 et 46.

§ 1. — ORGANE NUCAL

L'organe nucal chez les Maldaniens se présente, comme on l'a vu dans la partie anatomique, sous forme de deux poches étroites plus ou moins parallèles. La structure histologique est partout la même, aussi la description faite sur *Clymene lombricoïdes* peut-elle s'appliquer intégralement aux deux autres types décrits dans la partie anatomique.

DISPOSITION GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS. — Comme une simple coupe transversale le montre (fig. 45), les deux poches nucales sont de

simples plis épidermiques, légèrement modifiées pour le but physiologique qu'elles ont à remplir. Le fond du pli est occupé par des cellules ciliées et des cellules nerveuses épidermiques, comme aussi par une, deux ou plusieurs branches du nerf nuchal. Les flancs du pli sont formés par des cellules de soutien auxquelles viennent s'ajouter des cellules glandulaires mais seulement sur le bord de la fente nuchale. Les cellules nerveuses épidermiques sont disposées à la base des cellules de soutien. Tous ces plis épidermiques sont nettement limités du côté de la cavité générale par une basale épaisse et très nette, sur laquelle viennent s'insérer des fibres musculaires qui, à leur tour, sont recouvertes par le péritoine. Maintenant que la disposition générale des éléments est fixée, il faut étudier chacun en détail.

CUTICULE. — Rien de particulier à dire à son sujet. Elle est en général très épaisse et formée par plusieurs couches très nettes ; à l'endroit où se trouvent les cellules ciliées elle est moins épaisse et percée de fins canaux par où sortent les cils.

ÉPIDERME. — Contient des cellules de soutien, ciliées, nerveuses, glandulaires et migratrices qu'il faut étudier en détail.

1° CELLULES DE SOUTIEN (Cl.s). — Ces éléments ont subi un allongement considérable dans la région où se trouve la partie sensitive de l'organe (fig. 46) ; elles sont moins longues dans les autres régions. Très minces, elles ont une apparence fibreuse, surtout du côté postérieur où elles se terminent par de nombreux filaments qui s'intriquent dans la basale. Leur connexion cuticulaire se fait suivant un espace assez considérable, aussi présentent-elles la forme de triangles isocèles très allongés. Leurs noyaux ont subi un allongement correspondant ; ce sont des corps fusiformes, très minces et se colorant fortement par tous les colorants nucléaires. Les chromosomes sont peu distincts à cause de la grande ténuité du noyau ; surtout la région inférieure de la cellule est très fortement colorée par la safranine. L'union des cellules entre elles se fait du côté cuticulaire suivant les bords latéraux, mais du côté basal ces éléments laissent entre eux des espaces occupés par d'autres espèces de cellules ; les connexions basales sont unies entre elles dans la membrane basale.

2° CELLULES GLANDULAIRES (*Cl. gl.*). — Ces éléments n'existent pas à l'intérieur des poches nucales, mais on les trouve très abondants sur la crête nucale (*cr. Org N*, fig. 45) et elles existent aussi à partir du bord des fentes nucales. Ce sont des éléments volumineux ayant pourtant subi aussi l'allongement nécessité par l'épaississement de l'épiderme. Plus renflés à la base qu'au sommet, ils sont étroitement enchâssés entre les cellules de soutien. Ils ne diffèrent du reste en rien des éléments glandulaires décrits déjà chez les autres types et communs à toutes les Polychètes.

3° CELLULES CILIÉES (*Cl. v.*). — Ces éléments sont situés seulement au fond de la poche nucale et forment une bande continue sur toute la longueur de cette poche ; leur forme (fig. 46) est sensiblement la même que celle des cellules de soutien, seulement le corps cellulaire est plus épais et leur plasma est granuleux. Leur connexion cuticulaire se fait suivant un espace assez considérable et de toute cette surface naissent des cils qui traversent la cuticule. Le corps de la cellule a le même calibre jusque vers la fin du premier tiers de sa longueur, puis s'amincit et prend l'aspect des cellules de soutien pour se terminer par des filaments constituant sa connexion basale ; cette disposition est identique à celle des cellules de soutien, aussi il ne peut y avoir de doute que les premières ne soient des différenciations des secondes. Le noyau situé à la base de la région renflée de la cellule est plus arrondi que celui des cellules de soutien. Il contient plus de suc nucléaire et ses chromosomes sont plus distincts quoique plus fins. L'union de ces cellules entre elles se fait sur leurs bords latéraux, dans la région cuticulaire et par leur connexion basale à l'intérieur de la membrane basale. En dessous des noyaux elles ne se touchent plus et laissent entre elles des espaces occupés par des cellules nerveuses épidermiques. Les cellules ciliées sont aussi en communication latérale et basale avec les cellules de soutien, sur les bords de la bande ciliée.

4° CELLULES NERVEUSES ÉPIDERMIQUES (*Cl. n. ep.*). — Il faut distinguer deux formes bien différentes au premier aspect (fig. 46) :

a) Cellules nerveuses épidermiques de la région des cellules de

soutien (*Cl. n. ep'*). — Entre les portions basales des cellules de soutien, il y a des espaces qui ont été mentionnés plus haut ; c'est dans ces espaces qu'on observe des cellules arrondies pourvues de noyaux ronds et d'un plasma excessivement réduit. Les chromosomes sont régulièrement disposés et très distincts. Je n'ai pas pu exactement déterminer où allaient les prolongements excessivement ténus que j'ai constaté quelquefois partir de ces cellules ; il ne reste pourtant pas de doute que ces cellules ne soient les cellules nerveuses épidermiques si souvent décrites en différents points de ce mémoire.

b) *Cellules nerveuses épidermiques de la région des bandes ciliées (Cl. n. ep.)*. — Entre les bases des cellules ciliées se trouvent des éléments à gros noyaux ovales, à corps protoplasmiques réduits et qui sont nettement bi-polaires. De l'un des pôles part un prolongement qui se dirige vers la cuticule (*hc*) entre deux cellules ciliées ; ce prolongement filiforme est la connexion cuticulaire de ces éléments. La connexion basale (*hb*) est filamenteuse aussi. Elle part de l'autre pôle et se dirige vers les faisceaux du nerf nuchal (*Nn*) situé au-dessus de la basale. Il est difficile de suivre plus loin les connexions basales de ces cellules, cependant il ne peut y avoir doute qu'elles ne rentrent à l'intérieur des faisceaux nerveux, comme cela a été observé pour quelques-uns au moins des filaments. Le noyau est ovoïde ; il a un suc nucléaire abondant et des chromosomes réguliers et arrondis.

Il n'y a pas de doute à avoir sur les relations des cellules *a* et *b*. Les dernières sont des différenciations des premières, et les unes comme les autres sont homologues aux cellules nerveuses épidermiques décrites chez les autres types étudiés.

5° CELLULES MIGRATRICES (*Cl. m*). — On rencontre aussi dans la paroi épidermique (fig. 46), dans l'espace situé entre la base des cellules de soutien, un pigment brunâtre aggloméré en petits tas. Dans quelques-uns de ces amas se trouvent souvent des noyaux en voie de dégénérescence ; il faut les rapporter aux cellules migratrices qui, comme on l'a déjà vu, pénètrent dans l'épiderme et viennent mourir en cet endroit. Le protoplasme se résorbe et les granules restent sur place.

6° MEMBRANE BASALE (*Bs*). — Les filaments terminaux des cellules de soutien et des cellules sensibles forment un feutrage qui constitue la basale. En certains endroits, on peut reconnaître encore la nature fibrillaire de cette membrane; en général pourtant, à cause probablement de la traction exercée par les muscles, la disposition primitive a disparu et la membrane se présente comme homogène.

MUSCLES (*M*). — Sur toute la surface interne des plis de l'organe nuchal (fig. 45 et 46) s'insèrent des muscles; ces éléments se terminent par un filament en relation avec la basale et se comportent de la même façon que ceux décrits avec détails chez l'Euphrosyne.

PÉRITOINE. — Inutile d'insister sur cette membrane qui se comporte comme d'ordinaire.

§ 2. — CERVEAU POSTÉRIEUR

Comme on l'a vu dans la description anatomique, le cerveau postérieur est soudé aux autres régions cérébrales et il n'y a pas moyen de le délimiter avec précision; on considérera pourtant comme tel la région postérieure de l'encéphale d'où partent les deux faisceaux de nerfs nucaux. Quoi qu'il en soit, on étudiera, en s'adressant à l'encéphale tout entier, deux points importants, l'union de l'encéphale avec l'épiderme et le parcours du nerf nuchal, mais avant il faut énumérer les différents éléments qui entrent dans la composition de ces deux organes.

Les figures 48 et 49 qui serviront à la description représentent des coupes de l'encéphale de *Clymene Oerstedii* Grube et non de *Clymene lombricoïdes*. Du reste ces formes sont très voisines.

a) Ganglion.

1° CELLULES NERVEUSES GANGLIONNAIRES. (*Cl. n. g*). — La forme et la structure des cellules nerveuses rappellent exactement celles que

nous avons décrites chez les Amphinomiens. Ici aussi (fig. 49) on trouve un plasma très finement granuleux, fortement coloré par l'acide osmique, entourant un noyau en général arrondi, qui possède un suc nucléaire abondant et des chromosomes sphériques régulièrement disposés. Ces cellules ont paru limitées non pas par une vraie membrane, puisqu'il a été impossible de déterminer un double contour, mais par une surface plissée irrégulière. Cette surface froissée pourrait peut-être en définitive être considérée comme une différenciation du plasma périphérique, mais tellement faible qu'avec les objectifs très puissants de Zeiss, elle ne puisse être résolue comme membrane. Ces cellules paraissent être en général allongées dans deux sens différents, être bi-polaires; d'autres sont multi-polaires. Il n'a pas été observé de communication directe entre deux cellules; les filaments paraissent d'un côté dirigés vers la substance ponctuée et de l'autre vers les régions où l'encéphale communique avec l'épiderme.

2° NÉVROGLIE (U). — Les cellules décrites plus haut sont situées dans des sortes d'alvéoles formées de fibrilles irrégulières (fig. 49). Ces alvéoles sont irrégulières aussi, de dimensions variables et de formes très différentes. L'aspect des fibres est le même que l'aspect des régions basales filamenteuses des cellules de soutien. Elles paraissent à première vue former un réseau, c'est-à-dire être anastomosées. Cependant une observation attentive montre qu'il ne faut pas être trop affirmatif sur ce point; sans vouloir prétendre que l'anastomose n'existe en aucun cas, il m'a semblé plutôt que les alvéoles étaient formées par l'intrication des fibres ou par un feutrage d'éléments isolés distendu de place en place par les cellules nerveuses contenues à son intérieur.

Ce tissu névroglie est en communication avec la région filamenteuse des cellules de soutien à l'endroit où le cerveau est en communication directe avec l'épiderme; d'un autre côté il est certain que ce tissu se continue par des filaments dans la substance ponctuée.

3° SUBSTANCE PONCTUÉE. (Sb. p). — L'aspect de la masse ponctuée est celle d'un très fin réseau irrégulier. Elle est traversée par des fibres qui la

parcourent en entier ou qui s'arrêtent à une certaine distance de sa périphérie. Sur toute son étendue on voit des points très fins, quel que soit le sens de la coupe. J'ai très nettement pu voir d'un côté des filaments cellulaires pénétrer dans la masse ponctuée, comme aussi des filaments névrogliaux. Y a-t-il anastomose entre les filaments de chaque catégorie, je n'oserai pas l'affirmer quoique ayant longuement étudié les préparations à ce sujet. Il me paraît plutôt que cet aspect de la substance ponctuée pourrait être donné par un feutrage irrégulier de fines fibrilles à parcours onduleux. Les points sont certainement des fibres coupées en travers et je ne crois pas que la substance ponctuée soit autre chose qu'un amas de fibrilles anastomosées ou non.

4° MEMBRANE PROPRE (*Bs*). — L'enveloppe externe est formée par un feutrage de fibrilles, en certains points transformés en membrane homogène ; elle est en continuation directe dans les endroits où le cerveau est en communication avec l'épiderme (fig. 48 et 49), avec la membrane basale de cette couche cellulaire. Les filaments névrogliaux communiquent aussi directement avec cette membrane. Elle n'est en somme que la paroi externe des alvéoles névrogliales périphériques. Il ne peut y avoir doute qu'elle ne représente la basale de l'épiderme normal.

MUSCLES ET PÉRITOINE. — Quelques muscles (fig. 49 *M.*) s'insèrent sur la paroi du cerveau, c'est-à-dire sur la basale, comme c'est le cas pour l'épiderme ordinaire. Le péritoine tapisse aussi le tout.

b) Nerfs.

Le nerf se présente à sa jonction avec la région postérieure du cerveau comme une nappe de fibrilles et cet endroit (fig. 40) est décelé par ce fait que les fibrilles qui constituent la substance ponctuée (*Sb. p*) ont une tendance de plus en plus accentuée, au fur et à mesure qu'on s'approche du nerf (*Nn*) proprement dit, de se ranger dans le sens du parcours du nerf, de sorte, qu'au lieu d'un aspect plus ou moins alvéolaire, on a l'apparence de fibres parallèles à parcours

sinueux. Le parcours du nerf s'effectue tout entier en dedans, et tout contre l'enveloppe externe du cerveau, puis il passe dans l'épiderme toujours en dedans de la basale. Sur tout son parcours il reçoit des fibres nerveuses des cellules nerveuses épidermiques et des filaments basaux des cellules de soutien de son voisinage ; comme on l'a vu dans la partie anatomique, le nerf se divise en plusieurs faisceaux de fibrilles qui disparaissent à l'exception d'un seul vers l'extrémité postérieure de l'organe nuchal. Le nerf est donc formé comme la substance ponctuée du cerveau par des fibrilles de cellules nerveuses et par des filaments basaux de cellules de soutien.

§ 3. — COMMUNICATION DIRECTE DE L'ENCÉPHALE AVEC L'ÉPIDERME

L'étude de cette question peut être faite très facilement chez les Maldaniens, car l'encéphale est très réduit et se trouve en communication avec l'épiderme sur toute la face antérieure. Les figures 48 et 49 dessinées à la chambre claire, montrent d'une manière très claire ces relations. Dans la première, qui passe en dehors des nerfs nucaux, l'encéphale se présente comme une grosse masse ovoïde nettement limitée de trois côtés, mais dépourvue de limite du côté antérieur, et étant de ce côté en continuité de substance avec l'épiderme. Cette paroi est constituée par des cellules de soutien (*Cl. s.*) et de rares cellules glandulaires (*Cl. gl.*) avec, à la base, de rares cellules nerveuses épidermiques (*Cl. n. ep.*). Les cellules de soutien forment une couche continue, ininterrompue, passant au-dessus de l'endroit où le cerveau communique avec l'épiderme. En dessous de ces cellules et entre elles, les cellules nerveuses épidermiques, rares d'abord, deviennent de plus en plus nombreuses lorsqu'on se rapproche de l'endroit où il y a contact avec l'encéphale. Ces cellules sont les mêmes que celles qui forment la couche corticale (*Cl. n. g.*) du cerveau ; il n'y a pas moyen de les distinguer. Les filaments basaux des cellules de soutien passent entre ces cellules ; elles ont été suivies assez loin pour les voir se confondre avec la névroglie.

L'autre coupe (fig. 49) passe un peu en dehors de l'origine du nerf nucal. Elle intéresse une partie de la paroi nucale et une partie de l'encéphale ; d'un côté on voit le nerf nucal (*Nn.*) et de l'autre la substance ponctuée (*Sb.p.*), les deux étant séparés par une portion de la couche corticale, en communication avec l'épiderme sur une partie de sa surface seulement. En effet dans le haut de la figure on voit un prolongement de la cavité générale céphalique (*D. Lc.*) délimitant d'un côté l'épiderme (*Ep.*) et de l'autre côté le cerveau.

Cette coupe permet de voir avec grande facilité comment s'établit la communication entre l'épiderme et la partie nerveuse. Dans la partie supérieure de la figure, l'épiderme a gardé sa structure ordinaire, les cellules sont peu allongées et il n'y a pas de cellules épidermiques nerveuses, mais vers le bas de la coupe, là où la communication s'établit, les cellules s'allongent de plus en plus. Les cellules nerveuses épidermiques (*Cl. n. ep.*) font leur apparition et se confondent avec les cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl.n.g.*). L'extrémité basale des cellules de soutien (*Cl. s.*) se continue avec la névroglie (*U*) et l'on peut facilement se convaincre, à l'inspection de la figure, que la différence entre la région inférieure qui représente une paroi épidermique traversée par un nerf et la partie supérieure qui représente une portion du système nerveux central n'est qu'une différence quantitative et non pas qualitative.

La communication avec l'épiderme est donc un fait établi ; cette communication est directe car nulle part, dans les endroits en question, il n'a été possible de déceler la moindre membrane ou séparation.

§ 4. — COMPARAISON DU GANGLION AVEC LA PAROI DE L'ORGANE NUCAL

Il suffit de rapprocher la figure 46 de la figure 48 pour constater une homologie parfaite des deux formations. Dans un cas, comme dans l'autre, on trouve du côté externe une limite formée par la cuticule (*Cu.*), du côté interne une limite formée par la basale (*Bs.*) ; dans les deux cas tous les éléments de ces deux organes sont exclu-

sivement compris entre ces limites. Voyons si les éléments sont les mêmes. Dans la paroi caronculaire, on a des cellules de soutien (*Cl.s.*) et des cellules ciliées (*Cl.v.*) qui en dérivent ; ces deux sortes d'éléments arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre forment avec leurs filaments basaux, la basale. Dans le second cas on a aussi des cellules de soutien (*Cl. s.*) terminées à la cuticule, mais ici, les filaments basaux se présentent sous la forme d'un feutrage qui ne se continue pas moins jusqu'au bord cavitaire où il forme aussi la basale. Dans le premier cas on a des cellules nerveuses (*Cl. n. ep.*) situées entre les cellules de soutien et qui envoient un filament du côté de la cuticule (*hc.*) et un filament du côté du nerf (*hb.*) qui est situé au-dessus de la basale. Dans le second cas on a aussi des cellules nerveuses (*Cl. n. g.*) situées entre les cellules de soutien ou leur prolongement, qui envoient un filament vers le nerf nuchal qui se dirige vers la périphérie et un autre filament dans la substance ponctuée. Est-il besoin d'insister sur la parfaite homologie du nerf et de cette dernière substance.

On voit donc que l'encéphale est identique au point de vue morphologique à l'épiderme normal d'une part et à l'épiderme sensitif d'autre part et que dans les deux cas il n'y a qu'une différence quantitative entre les éléments de ces deux systèmes.

CHAPITRE V

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA MORPHOLOGIE ET LA STRUCTURE HISTOLOGIQUE DES RÉGIONS SENSITIVO-NERVEUSES CÉPHALIQUES DES POLYCHÊTES

Les fonctions de relation sont exercées chez les animaux supérieurs par le système nerveux central et les organes des sens. Les derniers sont chargés de recevoir les impressions du milieu extérieur et de les transmettre par l'intermédiaire des nerfs au premier. Cette disposition atteint son plus haut degré de développement dans une des régions du corps qu'on appelle la tête; c'est en effet ici que se sont concentrés les organes des sens les plus perfectionnés et c'est ici aussi que se trouvent les masses nerveuses les plus considérables et les plus complexes. On est amené à considérer cet appareil, qui met en relation l'animal avec le monde extérieur, comme un complexe indissoluble; c'est-à-dire qu'on ne conçoit pas chez ces animaux un organe des sens sans centre nerveux et un centre nerveux sans communication périphérique. Une question se pose immédiatement : celle de savoir si dans le cours de l'évolution phylogénétique les deux catégories d'organes sont apparus simultanément ou à des stades différents.

L'anatomie des animaux inférieurs, des Hydres, par exemple, montre que les organes sensitifs existent déjà sous forme de cellules sensitives quand les centres nerveux manquent complètement. Si l'on remonte dans la série animale, on voit que l'apparition de masses nerveuses centrales suit le perfectionnement des organes des sens. Il n'est pas besoin d'explications plus détaillées pour admettre la proposition suivante :

Phylogénétiquement, l'organe des sens apparaît avant le centre

nerveux; en d'autres termes : dans le complexe sensitivo-nerveux, c'est la partie sensitive qui est la plus primitive.

On peut se demander ensuite si le centre nerveux est non seulement sous la dépendance de la région sensitive, mais même produit par elle. C'est à KLEINENBERG (86) que revient le mérite d'avoir répondu à cette question par la lumineuse conception suivante : Il soutient en effet, que les organes des sens, pendant le développement, sont les véritables ébauches des masses nerveuses qui apparaissent en profondeur dans les stades ultérieurs. Ce sont ces organes des sens aussi qui, en se plaçant les uns à côté des autres, ont donné naissance aux grosses masses nerveuses centrales. On a déjà vu que la Phylogénie lui donnait raison, en ce sens que les animaux pourvus de cellules sensitives peu différenciées et dispersées sur toute la surface du corps sont dépourvus de centres nerveux, et que, au fur et à mesure que dans la série animale on voit ces cellules se grouper en organe, les parties nerveuses apparaissent, deviennent de plus en plus complexes et forment chez les animaux supérieurs le système nerveux central. La manière dont se développe le système nerveux est aussi un bon argument en faveur de cette opinion; tous les organes des sens sont formés par des cellules ectodermiques et tous les centres nerveux sont des épaissements de l'ectoderme et se forment à l'endroit même où ont apparu les premières différenciations sensitives. On peut donc poser en principe :

Le centre nerveux est produit par l'organe sensitif qu'il innerve.

Les choses étant ainsi, il s'ensuivrait naturellement que chaque organe des sens en particulier devrait être le lieu ou la cause de la formation d'un centre nerveux. Pour voir si cette déduction est exacte, il faut la vérifier sur un exemple : les Polychètes, et l'on se limitera à l'examen de leur lobe céphalique.

Le plus grand nombre d'appareils sensitifs se trouvant sur la tête d'un Polychète, est atteint chez certaines familles de *Rapacia*. Le type idéal et complet, se trouvant du reste fréquemment réalisé, serait pourvu de deux palpes, cinq antennes, quatre yeux et deux organes nucaux. Lorsqu'on fait l'anatomie de l'encéphale qui, d'après la théorie

de Kleinenberg, doit être formé par ce complexe d'organes sensitifs, on constate que cette masse nerveuse se décompose en trois masses qui innervent toujours la même catégorie d'organes des sens. Ainsi, on voit qu'une masse nerveuse antérieure innerve toujours les palpes, une autre masse médiane innerve toujours les antennes et les yeux et enfin une troisième masse postérieure innerve les organes nucaux. Quelles que soient les variations qui se présentent dans le nombre et la forme des organes des sens, les rapports de ces trois régions cérébrales restent toujours les mêmes. Qu'il n'y ait qu'une, deux, trois ou cinq antennes, deux ou quatre yeux, c'est toujours la masse moyenne du cerveau qui fournit les nerfs de ces organes. Qu'il y ait un organe nuchal allongé ou globuleux ou réduit à de simples fossettes ciliées, c'est toujours la masse postérieure du cerveau qui fournit les nerfs nécessaires à la transmission de l'impression. Toujours donc une de ces trois masses cérébrales innerve un groupe d'organes sensitifs et toujours le même. On voit donc que la proposition de plus haut ne paraît pas exacte. Il n'y a pas autant de centres nerveux qu'il y a d'organes des sens; mais nous constatons un autre fait qu'on peut formuler de la manière suivante :

Dans le lobe céphalique d'un Polychète, les organes des sens sont disposés par groupes; à chaque groupe correspond un centre nerveux (v. p. 36 et s.).

Un autre fait très remarquable, et qui paraît à première vue contredire aussi la proposition qui a été formulée sur l'origine des centres nerveux, est le suivant : On devrait supposer que, chez un Polychète dépourvu d'organes des sens ou du moins d'un des groupes d'organes des sens, les masses cérébrales correspondantes à ces organes doivent manquer. Eh bien, pas du tout. Lorsque, par exemple, les palpes manquent, la masse cérébrale antérieure existe néanmoins. On pourrait expliquer ce fait, comme cela a été déjà fait en d'autres circonstances, en disant que le palpe a disparu secondairement, et que la masse nerveuse dont il avait occasionné la formation a persisté comme organe rudimentaire; mais cette explication, qui n'explique pas grand chose, est inutile.

Les organes des sens, productions épidermiques, sont en communication avec le cerveau par leurs nerfs. Ces derniers sont donc les connexions directes du cerveau avec l'épiderme, mais ce ne sont pas les seules. En effet, la masse moyenne du cerveau, outre les communications établies par l'intermédiaire des nerfs antennaires, possède une communication directe sur une grande partie de sa surface dorsale. La surface dorsale du lobe céphalique est pourvue de nombreuses cellules sensibles, d'autant plus nombreuses que les antennes sont plus réduites en nombre et en volume. Il en est de même pour les environs de l'organe nuchal et pour la face antérieure et ventrale du lobe céphalique occupée par les palpes. Toutes ces cellules sont en communication directe avec le cerveau.

Les masses cérébrales qui forment l'encéphale des Polychètes communiquent avec l'épiderme soit d'une façon médiate, par l'intermédiaire des nerfs des organes sensitifs, soit d'une manière immédiate, par une plus ou moins grande étendue de leur surface dorsale (1).

Examinons maintenant ce qui se passe dans le lobe céphalique d'un Polychète dépourvu d'un ou de plusieurs groupes d'organes sensitifs. Supposons que les palpes aient disparu, la masse cérébrale antérieure ne fournira pas de nerfs palpaux, mais elle n'en recevra pas moins, sur l'espace où elle est en communication avec l'épiderme, les excitations fournies par les cellules sensibles qui se trouvent à cet endroit. De même lorsque les antennes disparaissent, cela ne veut pas dire que la sensation tactile ait disparu de la surface dor-

(1) Les anciens auteurs avaient déjà constaté l'union de l'épiderme avec le système nerveux. *Semper* (76, p. 144-148) est le premier qui l'ait démontrée par la méthode des coupes. *Jourdan* (84) le constate pour le genre *Eunice*, et *Pruvot* (85, p. 119) l'établit définitivement pour tous les Polychètes. *Rhode* (87) en découvre les détails, en démontrant que la névroglie n'est qu'une transformation de la « Subcuticula » et que cette névroglie est en continuité de substance avec les cellules de soutien. Tous les autres auteurs qui se sont occupés du système nerveux des Polychètes ont constaté aussi l'union de l'épiderme avec les centres nerveux. *Haller* (89) est le seul qui prétende que la névroglie est un tissu qui n'a rien de commun avec l'épiderme et en est toujours séparé par une membrane basale. Inutile de dire que l'opinion de cet auteur n'est pas soutenable.

sale du lobe céphalique. Elle est diffuse seulement, dans tout l'épiderme constituant cette paroi, et l'absence d'antennes n'empêche pas que la présence de la masse cérébrale moyenne ne soit justifiée, puisqu'elle peut enregistrer encore des sensations soit tactiles, soit dermatoptiques. Ces surfaces céphaliques pourvues de cellules sensitives et sur lesquelles se développent les organes des sens spécialisés, seront appelées aires sensitives.

Pour la fonction sensorielle du lobe céphalique, la notion de l'organe des sens très spécialisé, comme l'antenne, les yeux, le palpe, etc., est secondaire, ce qu'il y a d'important, c'est la notion d'aire sensitive. La formation des centres nerveux est reliée aux aires et non pas aux organes des sens (v. p. 34 et s.).

Les aires sensitives avec leur masse cérébrale respective, forment des régions sensitivo-nerveuses, dont le nombre et la position sont constantes et dont les rapports sont toujours les mêmes. On peut donc émettre la proposition suivante :

Le lobe céphalique d'un Polychète est formé par un certain nombre de régions sensitivo-nerveuses; chaque région se décompose en une aire sensitive constante, quelle que soit la variation des organes des sens qui peuvent s'y former, et en un centre nerveux produit par cette aire sensitive.

Il reste maintenant à déterminer quel est le nombre des régions sensitivo-nerveuses du lobe céphalique des Polychètes. Tout ce qu'on vient de dire auparavant du groupement des organes sensitifs permet de constater facilement que les palpes avec l'épiderme qui les entoure immédiatement et qui occupe par conséquent la face antérieure et une partie de la face ventrale du lobe céphalique, constituent une première aire sensitive, l'aire *palpaire* à laquelle se rattache le centre cérébral antérieur formé par deux masses symétriques, le *cerveau antérieur*. Ce complexe forme la *région palpaire*.

Une autre région, la *région sincipitale*, est formée par l'aire *sincipitale* qui supporte les yeux et les antennes et qui s'étend sur toute la face dorsale du lobe céphalique. A celle-ci se rattache le *cerveau moyen*.

Enfin, en troisième lieu, la *région nucale* formée par l'*aire nucale*, s'étendant sur le bord postérieur du lobe céphalique et par le *cerveau postérieur*, formé en général par deux parties symétriques.

Le lobe céphalique des Polychètes, quel que soit le nombre des appendices qu'il supporte, est formé par trois régions sensitivo-nerveuses distinctes et conservant toujours entre elles les mêmes rapports et connexions (v. p. 36).

Le développement embryonnaire du lobe céphalique confirme cette manière de voir. En effet, la région sincipitale se forme par la transformation d'une partie de la plaque sincipitale de la larve ; on sait que cette dernière supporte les yeux et les antennes larvaires.

L'organe nucal et sa masse nerveuse se forment comme un épaississement ectodermique isolé, et la même chose peut se dire pour les palpes ; on peut donc dire :

Les trois régions sensitivo-nerveuses qui composent le lobe céphalique des Polychètes sont formées, dans le développement embryonnaire, par trois ébauches isolées (v. p. 41 et s.).

Lorsqu'on examine chacun des trois cerveaux, on constate qu'ils ne forment pas des masses unies, mais bien multilobées pourvues de prolongements arrondis. Lorsqu'on considère les rapports de ces prolongements, on voit qu'ils correspondent aux organes des sens. Ainsi les yeux sont pourvus chacun d'un renflement pourvu de cellules nerveuses, et de même, souvent les nerfs des antennes traversent ou sont flanqués sur les côtés par des accumulations de cellules ganglionnaires. Il en est de même du nerf du palpe qui, chez beaucoup de Polychètes, est pourvu d'un gros ganglion, le ganglion palpaire. L'explication de ces productions est très facile, maintenant qu'on a la notion de la région sensitivo-nerveuse, mais elle a induit beaucoup d'auteurs en erreur, parce que ces derniers ont pris ces formations pour des unités indépendantes, tandis qu'en réalité, ce ne sont que des dispositions secondaires.

Chez les Polychètes dépourvus d'appendices, les différents cerveaux sont lisses, et la seule raison de leur existence sont les trois aires sensitives. Dès qu'un appareil sensitif se forme, il va se produire en

petit à l'intérieur de la région sensitivo-nerveuse correspondante, ce qui s'est produit en grand dans le lobe céphalique lors de l'apparition des aires sensitives, c'est-à-dire que chaque organe des sens sera la cause de la formation d'une petite protubérance formée par des cellules ganglionnaires. Sur le cerveau moyen se formeront des ganglions antennaires et optiques, sur la région palpaire des ganglions palpaire, sur la région nucale des ganglions nucaux; mais toutes ces productions, qui disparaissent avec l'organe qui a occasionné leur formation, sont loin d'avoir l'importance des trois cerveaux précédemment décrits. Ces derniers, en effet, sont produits par une disposition tout à fait primitive de la souche des Polychètes et par cela même ils sont constants chez tous ces animaux.

La morphologie de l'encéphale des Polychètes a donc été traitée jusqu'à présent d'après les principes erronés et qui, par cela même, ne pouvait donner aucun résultat appréciable. Comparer l'encéphale d'une forme pourvue de beaucoup d'appendices avec celui d'un Polychète qui en est dépourvu, était chose absolument impossible et ne pouvait amener qu'à faire constater une différence énorme entre les deux animaux. En effet, l'encéphale de la première est bossué de ganglions aussi variés que nombreux, tandis que celui de l'autre est presque entièrement lisse. Ces énormes différences rendaient, dans l'ancienne manière de faire, toute comparaison impossible, ce qui aurait été d'autant plus remarquable que le système nerveux central est ce qu'il y a de plus constant dans les autres groupes d'animaux.

On sait maintenant que, dans les deux exemples que nous avons pris, les différences ne sont que secondaires. Tous les ganglions, quel que soit leur nombre, n'ont pas grande importance morphologique, puisqu'ils naissent et disparaissent avec les organes des sens. Ce qui est constant, ce sont les trois régions sensitivo-nerveuses et celles-là existent avec les mêmes rapports et des connexions identiques, aussi bien chez le Polychète pourvu d'organes des sens nombreux comme chez celui qui en est complètement dépourvu, nous pouvons donc dire :

Dans l'encéphale des Polychètes, si les trois cerveaux sont pro-

duits par les aires sensibles, les ganglions sont produits par les organes des sens et disparaissent avec eux. Dans la morphologie de l'extrémité antérieure des Polychètes, il convient donc d'établir des comparaisons entre les régions sensitivo-nerveuses toujours fixes, et non entre les ganglions très variables (v. chap. I, § 3).

Examinons maintenant le cas d'un Polychète dépourvu d'yeux et d'appendices. Les excitations extérieures ne seront pas moins perçues par cet animal. En effet, lorsque les appendices ont disparu, il reste des régions plus ou moins étendues, les aires sensibles, en communication directe avec la substance cérébrale. Même à supposer que les cellules sensibles soient absentes dans ces régions, les cellules ordinaires pourraient néanmoins remplir, jusqu'à un certain point, le rôle d'organe des sens. Toute cellule jeune est pourvue des rudiments des différentes sensibilités qui se spécialisent dans les cellules des divers organes des sens.

Mais dans les aires sensibles, les cellules sensibles existent; ce sont elles qui, en se groupant de diverses manières, ont donné naissance aux organes sensitifs très perfectionnés et spécialisés. Des groupes de cellules sensibles pourvues de poils tactiles ont formé les antennes, d'autres groupes formés de cellules qui eurent primitivement la sensation dermatoptique, donnèrent naissance aux yeux, etc. On peut donc établir la proposition suivante :

L'organe des sens est formé par la spécialisation d'un point de l'aire sensitive.

Si les choses sont ainsi, il s'ensuit qu'avant l'existence des antennes, existait la sensation du tact dans l'aire sincipitale, et qu'en même temps la sensation lumineuse se faisait déjà enregistrer dans la même aire. Il faut, en effet, arriver à la conclusion que ce n'est pas la création de l'antenne ou de l'œil qui a fait que l'animal a eu des sensations tactiles ou visuelles; ce sont les sensations tactiles et visuelles, très imparfaites il est vrai, qui ont occasionné le groupement des cellules peu spécialisées qui les ressentaient en organes fortement différenciés et parfaitement adaptés à leurs fonctions. La même chose se constate pour les organes des sens des autres régions,

et, pour résumer, on peut dire qu'il faut que ces régions aient eu les mêmes spécialités de sensations que les organes des sens qui nés sont postérieurement à leur surface.

Si on veut s'imaginer l'évolution phylogénique de ces régions, on comprend facilement qu'il en soit ainsi. Lorsque le lobe céphalique était à l'état de simple calotte, située à l'extrémité avec laquelle progressait la souche des Polychètes, il était recouvert d'un épithélium indifférent. Peu à peu certaines cellules, poussées par l'excitation fonctionnelle, acquièrent une spécialité sensorielle encore faible. Ces cellules se formèrent surtout sur trois aires distinctes : l'une, antérieure, qui deviendra la région palpaire; l'autre, dorsale, la région sincipitale, et une autre, postérieure, la région nucale. L'excitation fonctionnelle continuant, une différenciation s'établit entre les différentes cellules et cette différenciation n'est pas la même, non seulement pour les différentes cellules d'une même région, mais pour les différentes régions elles-mêmes. En effet, les sensations tactiles et gustatives se localisent dans la région palpaire, les sensations tactiles et, en outre, les sensations dermatoptiques se localisent dans la région sincipitale; enfin, la sensation olfactive se localise dans la région nucale. Une spécialisation ultérieure a perfectionné ces différentes sensibilités et les cellules qui en sont l'expression se sont groupées en organes variés, nous pouvons donc dire :

Les trois régions sensitivo-nerveuses qui forment le lobe céphalique des Polychètes sont distinctes, non seulement au point de vue anatomique, mais aussi au point de vue physiologique. La région palpaire est gustative et tactile, la région sincipitale est tactile et visuelle, la région nucale est olfactive. Ces différentes régions très primitives ont donné leur caractère fonctionnel aux organes des sens qui sont nés à leur surface (v. p. 47).

Les résultats auxquels on est arrivé sont plutôt des résultats morphologiques qu'il s'agit maintenant d'approfondir par l'interprétation de la structure intime des régions sensitivo-nerveuse. Pour ce faire, il sera pris comme objet d'étude, l'une des régions d'abord, pour

mieux limiter les diverses questions qui naîtront de cette étude.

La région nucale est formée par une aire nucale, dont certaines parties ou même la surface entière se spécialisent et donnent naissance aux organes nucaux, et par une masse nerveuse le cerveau postérieur. L'étude de l'organe nocal montre qu'il n'est qu'une partie de l'épiderme qui limite au dehors le lobe céphalique, sa paroi est en continuation directe avec la paroi épidermique, sa cuticule, le prolongement de la cuticule générale, et ses cellules, la suite ininterrompue des cellules épidermiques, comme sa basale n'est que la continuation de la basale du reste de l'épiderme. La paroi épidermique, comme la paroi de l'organe nocal, est limitée par la cuticule et par la basale, ce qui démontre que, dans cette dernière paroi, il n'entre aucun élément étranger à la première. On peut donc dire :

L'organe nocal est une modification de la paroi épidermique du lobe céphalique et se trouve compris, entre les mêmes limites : la cuticule et la basale (v. p. 125).

Quelle est alors la différence entre la paroi nucale et la paroi céphalique? Pour examiner cette question il faut étudier les éléments qui entrent dans la constitution de ces deux couches unicellulaires.

L'épiderme est formé par des cellules en général allongées, placées les unes à côté des autres et qui toutes aboutissent du côté externe à la cuticule, du côté interne à la basale ; on peut y distinguer plusieurs catégories.

1° *Les cellules de soutien* qui ont leur extrémité cuticulaire renflée, leur extrémité basale filamenteuse. Lorsque l'épiderme est constitué uniquement par ces cellules, il forme en général une membrane mince et alors les cellules sont presque cubiques, leurs filaments postérieurs sont intriqués pour former une mince basale. Lorsque l'épiderme contient des cellules d'autres catégories les cellules de soutien sont forcées de s'allonger. A mesure que l'épiderme s'épaissit, leurs filaments basaux deviennent plus nombreux et, comme il y a beaucoup de cellules dans un petit espace, ces filaments peuvent former une basale plus épaisse.

2° *Les cellules glandulaires* qui arrivent aussi à la cuticule et qui

se terminent aussi par des filaments s'intriquant dans la basale. Ces cellules sont bordées par les cellules de soutien et communiquent avec l'extérieur par un mince orifice cuticulaire.

3° *Les cellules vibratiles*. Disposées comme les cellules de soutien et ayant la même forme, elles envoient à l'extrémité cuticulaire des prolongements protoplasmiques à travers de fines pores qui percent la cuticule (v. p. 140). Ces prolongements protoplasmiques sont les cils vibratiles.

4° *Les cellules nerveuses* qui n'arrivent en contact avec la cuticule qu'avec un fin prolongement passant entre les autres cellules et dont le corps cellulaire est situé entre les pieds de ces dernières.

Voilà tous les éléments, et les seuls, qui entrent dans la constitution de la paroi épidermique. La basale est formée par le feutrage des filaments terminaux de ces diverses sortes d'éléments.

L'épiderme est une couche unicellulaire dont les seuls éléments sont : les cellules de soutien, glandulaires, ciliées et nerveuses (1).

Tous ces éléments arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre côté à la basale et, quelle que soit l'épaisseur de l'épiderme, le chevauchement des éléments les uns sur les autres, les points de contact avec la cuticule et la basale persistent toujours. Il faut donc tenir compte, dans la description des cellules épidermiques, de ces deux points de contact constants qui constituent pour ainsi dire, deux pôles opposés dans leur morphologie. On nommera la partie avoisinant l'un des pôles : *extrémité ou connexion cuticulaire*, et l'autre : *extrémité ou connexion ; basale* et l'on pourra dire :

Toute cellule épidermique possède deux rapports constants à l'intérieur de la paroi épidermique, l'un formé par la connexion cuticulaire et l'autre par la connexion basale.

Les cellules de l'épiderme, quelle que soit leur nature, sont en rapport par leur face latérale et ce rapport n'est pas un rapport de continuité mais un simple rapport de contact. Même le prolongement des cellules ner-

(1) Voir pour l'historique de toute cette question *Eisig* (87) et *Soulier* (91).

veuses n'est que simplement appliqué contre les cellules avoisinantes.

Le rapport des cellules dans la paroi épidermique se fait par simple contact (1).

Lorsqu'on examine la paroi de l'organe nucal on constate la présence des quatre éléments qui viennent d'être décrits dans la paroi épidermique et rien autre chose, seulement les éléments ont ici subi quelques légères modifications. Les cellules nerveuses ont augmenté en nombre d'une façon tout à fait considérable ce qui a occasionné un épaissement de la paroi et un allongement des cellules de soutien. Les cellules glandulaires ont été reléguées sur le pourtour de l'organe ou bien groupées en organes mucigènes. Les cellules vibratiles ont augmenté en nombre et se sont groupées aussi. Toutes ces modifications ne sont que des variations quantitatives et non qualitatives, aussi peut-on dire :

Les éléments qui constituent la paroi de l'organe nucal sont les mêmes que ceux qui constituent la paroi épidermique. Les différences entre ces deux parois sont plutôt quantitatives que qualitatives (v. p. 125 et s.).

Il y a un point cependant qu'il s'agit d'éclaircir. Les organes nucaux sont en communication avec le cerveau postérieur, tantôt sur une grande partie de leur masse, lorsque ce cerveau est près de l'épiderme, tantôt par un petit pédoncule constitué par un nerf lorsque le cerveau postérieur a émigré dans la cavité céphalique. On voit dans la paroi caronculaire, les cellules nerveuses qui ont leur extrémité ou connexion cuticulaire entre les cellules vibratiles, envoyer leur prolongement opposé à travers le pédoncule dans le cerveau postérieur ;

(1) *Sedgwick (86)* soutient que les cellules communiquent les unes avec les autres par de fins prolongements. Il admet que l'état de syncytium est primitif et la division en cellules bien délimité n'est qu'un état secondaire. Cette conception qui explique parfaitement comment des Protozoaires multinucléés ont pu donner naissance aux Métazoaires, n'est certes pas à appliquer à tous les tissus. Si chez les plantes et certains animaux (?) les communications existent comme restes d'un état primitif, il se peut fort bien, dans d'autres cas, que l'individualisation des cellules ait été poussée assez loin pour que toute communication primitive ait disparu. En tous cas, jamais on n'a constaté de communication protoplasmique entre les cellules épidermiques des Polychètes.

ce prolongement, il ne peut y avoir doute à ce sujet, est l'extrémité basale de la cellule, car on trouve tous les intermédiaires entre la cellule nerveuse, qui dans l'épiderme a son corps cellulaire vers le milieu de la hauteur de la paroi avec une extrémité basale et cuticulaire très courte, et la cellule nerveuse de la paroi de l'organe nuchal qui a une connexion cuticulaire courte, un corps cellulaire situé dans la paroi et une extrémité opposée qui traverse le pédoncule ou le nerf jusque dans le cerveau postérieur. Du reste, lorsque cette masse nerveuse est accolée à la paroi de l'organe nuchal la connexion basale est naturellement très courte aussi. Les extrémités basales des cellules de soutien ordinaires, situées en face de l'endroit où est la zone de contact du cerveau postérieur avec la paroi, passent aussi avec la connexion basale des cellules nerveuses à l'intérieur de la substance cérébrale.

Ce parcours des connexions basales montre qu'il faut chercher la membrane basale, là où elles doivent forcément aboutir, dans le cas présent, en dessous de son niveau habituel. Lorsqu'on suit la membrane basale de l'épiderme, on voit qu'elle passe ininterrompue sur le nerf, lorsqu'il y en a un, ou directement sur le cerveau postérieur quand ce dernier est accolé à la paroi de l'organe nuchal. Tous ces faits démontrent indubitablement que :

Le cerveau postérieur est situé en dedans de la basale. Il fait partie intégrante de la paroi épidermique qui constitue l'organe nuchal (1).

(1) C'est Jourdan (87, p. 252) qui, le premier, a clairement exprimé cette idée. « Il résulte de cette disposition, une donnée ayant une certaine importance, c'est « que le cerveau est situé tout entier dans l'épaisseur de la couche épithéliale des « téguments ».

Je reproduis ici (fig. 9, texte) une figure extrêmement intéressante donnée par Salénsky (83) à propos du développement d'*Aricia*. Cet auteur décrit la région supérieure de la coupe qu'il représente de la manière suivante (p. 203) : « Au sommet de la plaque sincipitale on peut toujours reconnaître un groupe de cellules « (Cn) qui affectent la forme d'un entonnoir allongé dont le sommet touche à la « substance ponctuée (Sp). Chaque cellule forme un prolongement qui traverse la « substance ponctuée et se dirige presque verticalement vers le mésoderme cephalique (Mcp.) où il se réunit avec une cellule de ce feuillet ». L'inspection de cette

Cette constatation n'est pas suffisante ; il faut déterminer si le cerveau correspond à tout l'épiderme ou à l'une des parties de cette couche, et, dans ce cas, à quelle partie.

Comme on le sait déjà, le cerveau postérieur est limité par une membrane propre, qui n'est que la continuation de la basale épidermique. En dedans se trouve une couche corticale de cellules ganglionnaires et au milieu un noyau de substance ponctuée en continuation de substance avec le nerf nuchal.

Les cellules ganglionnaires ressemblent comme structure aux cellules nerveuses épidermiques. Elles ont un prolongement bien mar-

figure montre son identité absolue avec celles que j'ai données des coupes de la paroi des organes muqueux (fig. 46 p. ex.). Les cellules *Cn* ne sont pas nerveuses comme le veut *Salensky*, ni musculaires comme le veut *Kleinenberg* (86, p. 84). Ce sont ou des cellules de soutiens ou des cellules ciliées dont elles ont les connexions habituelles. Les éléments nerveux sont les cellules arrondies situées entre les cellules de soutien et la substance ponctuée (*Sp*). Cette figure montre qu'à certain stade de développement, l'encéphale a le même aspect et la même structure que la paroi de l'organe nuchal.

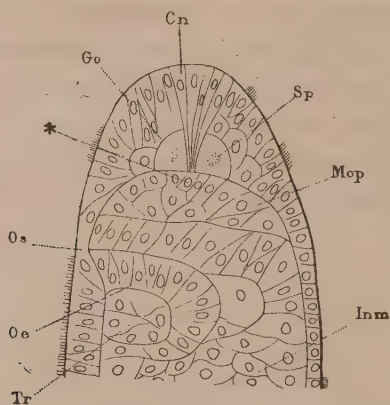


FIG. 9. — *Aricia fetida*. — Coupe longitudinale de l'embryon au sixième jour du développement. — Les lettres et leur explication sont les mêmes que sur l'original.

Cn, cellules nerveuses de la plaque sincipitale qui se prolongent jusqu'au mésoderme céphalique ; *Gc*, ganglion céphalique ; *Sp*, substance ponctuée ; *Mop*, mésoderme céphalique ; *Os*, bouche. *Oe*, partie œsophagienne de l'entoderme et l'œsophage ; *Tr*, trompe ; *Inm*, intestin* (?). [D'après Salensky (83, pl. VII, f. 8 Ar.).]

qué qui traverse la substance ponctuée et se continue dans le nerf nucal. Du côté opposé, il y a aussi probablement des filaments mais extrêmement minces, dirigés vers la basale, c'est-à-dire vers la membrane propre du cerveau postérieur. Le nerf nucal pénètre dans la paroi de l'organe nucal et ses filaments arrivent à la cuticule. Les prolongements des cellules ganglionnaires qui s'y rendent représentent donc la connexion cuticulaire de ces cellules. Il n'y a donc de différence entre les cellules ganglionnaires et les cellules nerveuses épidermiques qu'au point de la longueur respective de deux connexions, mais les rapports sont les mêmes. Cette constatation est fortifiée par le fait que les corps cellulaires des cellules nerveuses ganglionnaires et épidermiques sont disposés à partir de la paroi épidermique, jusqu'au fond du cerveau postérieur et le long du nerf nucal, en une série ininterrompue de niveaux successifs très rapprochés.

Les cellules nerveuses situées dans l'épiderme auront naturellement une courte connexion cuticulaire et une longue connexion basale, celles situées le long du nerf verront s'allonger leur première connexion et raccourcir leur seconde, enfin celles qui seront dans le cerveau postérieur auront une très longue connexion cuticulaire et une très courte connexion basale. Il est même possible que cette dernière connexion disparaisse complètement.

Les cellules nerveuses ganglionnaires ne sont que des cellules nerveuses épidermiques, dont la longueur respective des deux connexions n'est dans un rapport inverse que chez les dernières : les cellules nerveuses épidermiques ont, en effet, la connexion basale plus courte que la connexion cuticulaire (1).

Les cellules nerveuses ganglionnaires sont entourées par des fibres intriquées qui constituent la névroglie. Les fibres névrogliales, pénètrent dans la substance ponctuée, la traversent, parcourent le nerf quand

(1) Cette identité des cellules nerveuses épidermique et ganglionnaire a été constatée par de nombreux auteurs. Citons seulement *Kleinenberg* (86) qui déclare que, lorsque pendant le développement embryonnaire le centre nerveux commence à se séparer de l'antenne, on ne peut dire quelle cellule appartient à l'une, et quelle à l'autre.

il n'y en a un, ou bien arrivent directement dans l'épiderme, quand il n'y en a pas. Elles sont en continuation directe avec les extrémités basales des cellules de soutien qui forment la paroi de l'organe nuchal en contact direct avec le cerveau postérieur. La névroglie n'est donc que l'exagération de cette structure fibrillaire de l'extrémité basale que possèdent toutes les cellules épidermiques et en particulier les cellules de soutien. Sur les limites du cerveau ces fibrilles forment en se tassant la membrane propre du cerveau ; on comprend maintenant que cette membrane ne soit que la continuation de la membrane basale épidermique. Les cellules de soutien de la paroi de l'organe nuchal, malgré le grand étirement qu'elles ont dû subir, ont gardé leur connexion ordinaire puisqu'elles arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre à la basale.

La névroglie est formée par l'extrémité basale des cellules de soutien, qui forment la paroi de l'organe nuchal à l'endroit où s'établit la communication médiate (nerf) ou immédiate avec le cerveau postérieur. La structure fibrillaire de la névroglie n'est que l'exagération de la structure ordinaire de l'extrémité basale des cellules épidermiques (1).

La substance ponctuée contient donc des fibres nerveuses et des fibres névrogliales. Comme ces fibres partent de divers côtés, l'aspect de cette substance est celle d'une masse fibrillaire enchevêtrée, dont les éléments se coupent sous divers angles et forment par conséquent des sortes de réseaux par superposition. Le nerf, qui n'est que la continuation de la substance ponctuée, est formé des mêmes éléments mais suivant à son intérieur un parcours plus ou moins parallèle. Cet aspect différent des deux est dû à la présence ou à l'absence de cellules dans les environs, cela se conçoit facilement. Lorsqu'il y a des cellules nerveuses sur les côtés du nerf, la direction de leurs prolongements vient déranger la régularité de disposition des fibres émanant des cellules situées dans le ganglion ou l'épiderme.

(1) *Rhode* (87) a démontré que les cellules de soutien sont unies aux fibres névrogliales, et *Wawrzik* (92) a continué la démonstration pour un très grand nombre de familles de Polychètes.

Le nerf et la substance ponctuée sont les deux parties d'une même masse formée par les fibres nerveuses et les fibres névro-gliques. La seule différence est présentée par la disposition de ces fibres, parallèles dans le premier cas et se croisant dans divers sens dans le second (1).

Est-il besoin maintenant d'insister beaucoup, pour déterminer la

(1) *Rhode* (87, p. 51) est arrivé à la même conclusion : « Hirn, Bauchmark und Nerven im Wesentlichen denselben Bau haben, da sie sämtlich aus feinen nicht mit einander anastomosirenden Fibrillen bestehen, welche im Hirn wirr durcheinander ziehen, in Bauchmark dagegen and noch mehr in den Nerven grosstentheils längs verlaufen ».

La question de la structure de la substance ponctuée se rattache à une question très discutée encore, celle des rapports réciproques des cellules nerveuses et de leurs prolongements. A ce sujet, il y a beaucoup de théories qui peuvent se grouper de la manière suivante :

1^o *Théorie du contact*. Le corps cellulaire et son prolongement forment une unité morphologique nommée par *Waldayer* (91), *Neuron*. Les neurones représentent une seule cellule et se mettent en rapport les uns avec les autres au moyen des prolongements, mais par simple contact. On trouvera un exposé très complet de cette théorie, soutenue par *Ramon y Cajal*, *van Gehuchten*, *Retzius*, etc., et la majorité des histologistes, dans le traité de *v. Lenhossék* (95).

2^o *Théorie de la continuité*. On peut y distinguer :

a) Les théories se groupant autour de celle de *Gerlach*, soutenue surtout par *Haller* (89 et 95). Cet auteur croit que la substance ponctuée est formée par un réseau névroglie, sans communication avec l'épiderme, superposé à un réseau nerveux. Ce dernier est formé par les prolongements des cellules nerveuses et donne naissance aux nerfs sensitifs.

b) La théorie soutenue par *Golgi* (94), d'après laquelle les dendrites ne seraient pas de nature nerveuse. Il admet une communication directe des éléments nerveux au moyen des cylindres-axes d'une catégorie de cellules et de collatérales d'une seconde catégorie. Le réseau que forment ces différents prolongements sert d'origine aux nerfs sensitifs.

c) La théorie de *Schultze* reprise par *Dogiel* (93). D'après cette théorie, les fibrilles constituant le cylindre-axe forment un réseau continu et traversent un grand nombre de cellules. Ces dernières sont disposées au point de croisement de ces fibrilles nerveuses.

d) Mentionnons seulement l'idée bizarre que *Rhode* (95) se fait de l'union (!) des cellules nerveuses avec la névroglie. Il croit que le réseau névroglie se continue à l'intérieur de la cellule par des fibrilles constituant le spongioplasma.

Il est, je crois, inutile d'exposer les différentes opinions sur la structure de la substance ponctuée des Polychètes, toutes trouvant leur place dans une des catégories de plus haut.

valeur morphologique du cerveau postérieur? Il est constitué en entier par des cellules nerveuses et par l'extrémité basale des cellules de soutien. Il correspond donc à la partie inférieure de la paroi de l'organe nucal, qui contient aussi des cellules nerveuses, des extrémités basales des cellules de soutien et même une substance ponctuée, le nerf nucal. On peut donc dire :

Le cerveau postérieur correspond à la région inférieure de la paroi de l'organe nucal. Ce n'est donc que l'exagération des dispositions structurales de cette partie qui, à son tour, n'est que l'exagération de ce qui se montre dans la région inférieure de toute paroi épidermique.

Les cératostyles des antennes et les palpostyles des palpes ont une structure qui est analogue à celle des organes nucaux. Des cellules nerveuses épidermiques, de même forme que les cellules correspondantes de l'organe nucal, ont leur connexion cuticulaire située entre des cellules épidermiques qui, dans ce cas, ne sont pas des cellules ciliées mais de simples cellules de soutien. Le corps cellulaire est situé dans l'épaisseur de l'épiderme et la connexion basale très longue constitue le nerf antennaire ou palpaire et pénètre dans les cerveaux moyens ou antérieurs (1). Le nerf est toujours en dedans de la basale et représente comme pour l'organe nucal l'endroit où s'établit la continuité de substance entre la paroi épidermique et les masses cérébroïdes.

Les yeux possèdent aussi une structure analogue, seulement les cellules nerveuses se sont transformées en cellules optiques. Leur connexion cuticulaire se fait par une large surface qui sécrète le cristallin, le reste du corps cellulaire forme la rétine avec son revêtement de pigment et l'extrémité basale très longue constitue un nerf optique qui va se terminer dans le cerveau moyen (2).

La structure du cerveau moyen et antérieur est aussi semblable à celle du cerveau postérieur.

On sait déjà que les organes des sens ne sont que la spécialisation

(1) On trouvera des détails sur ce point dans le travail de *Retzius* (95).

(2) Voyez *Andréas* (92).

de certaines parties d'aires sensibles primitives. Ces aires, qu'on peut étudier chez les formes dépourvues d'appendices, possèdent des cellules nerveuses sensibles (1) dont l'extrémité cuticulaire filamenteuse passe entre deux cellules de soutien et dont l'extrémité basale forme un prolongement qui se termine dans la masse nerveuse sous-jacente. L'extrémité cuticulaire filamenteuse est généralement très courte ; souvent la connexion avec la cuticule se fait sur une grande surface, ce qui veut dire qu'il n'y a pas de fibre cuticulaire. Le corps cellulaire est en général bien développé et le cytoplasme plus abondant que dans les cellules nerveuses des organes spécialisés.

Les éléments nerveux palpaires, antennaires, optiques, nucaux sont dérivés de ces cellules nerveuses primitives. Les ganglions spécialisés sont aussi dérivés des trois cerveaux primitifs. On est donc en droit de dire :

Les trois cerveaux (antérieur, moyen, postérieur) qui constituent l'encéphale, représentent la portion interne ou basale, les trois aires sensibles (palpaire, sincipitale, nucale) la portion externe ou

(1) Ces cellules, avec leur long filament basal qui se termine dans la substance ponctuee ont été décrites et exactement interprétées, surtout par *Lenhossèk* (92) chez le *Lombric*. Seulement cet auteur n'a pas vu que ces cellules sont groupées en véritables organes, comme *Langdon* (95) l'a démontré plus tard, et non distribuées sur toute la surface du corps de l'animal. *Lenhossèk* a commis aussi l'erreur de croire que les prolongements des cellules sensibles pouvaient traverser la basale et passer à travers les muscles.

Jourdan (92), dans une étude sur les épithéliums sensitifs des Polychètes, est arrivé à des résultats poursuivis sur un nombre d'espèces assez grand pour l'autoriser à dire « que des observations nouvelles et plus étendues nous apporteront des résultats analogues confirmatifs et incapables sans doute de modifier nos idées sur ce sujet, mais je crois aussi qu'elles ne nous feront connaître aucun fait important nouveau ». Ces résultats destinés à affronter victorieusement la suite des siècles, sont les suivants : le nerf sensitif se termine dans l'épiderme ; les terminaisons nerveuses peuvent se mettre en relation avec des cellules en bâtonnet, avec des cellules vibratiles (!) et avec des cellules cylindriques (!). Dans l'année même de l'apparition du travail de Jourdan, *Lenhossèk* a montré que ces résultats immuables sont de pures illusions... techniques. Le nerf sensitif prend son origine dans l'épithélium et n'est que le prolongement des cellules en bâtonnet ; je puis ajouter que les cellules vibratiles et cylindriques n'ont rien de sensitif. Il est très curieux de constater qu'il n'est rien de plus éphémère qu'un résultat immuable.

cuticulaire de la paroi épidermique unicellulaire qui forme les trois régions sensitivo-nerveuses (palpaire, sincipitale, nucale) du lobe céphalique des Polychètes.

L'embryogénie confirme cette proposition. Les cerveaux naissent comme un épaississement de la paroi épidermique du lobe céphalique et cet épaississement s'effectue par l'apparition de cellules nerveuses dans la portion basale de l'épiderme. La masse qui deviendra un des cerveaux a l'apparence d'une hernie de la paroi épidermique, hernie qui refoule la basale et les tissus sous-jacents devant elle, tout en étant en continuité sur les côtés avec l'épiderme non modifié. Cet état se rencontre fréquemment même chez les formes adultes dépourvues d'organes des sens spécialisés.

Pendant la période embryonnaire chez tous les Polychètes et pendant toute la vie de certaines formes, il y a communication directe sur une grande surface, entre la portion basale et la portion cuticulaire de la paroi épidermique qui constitue une région sensitivo-nerveuse. Les cellules nerveuses sont également distribuées dans toute l'épaisseur de la hernie nerveuse. Mais dans la suite du développement embryonnaire, la hernie s'étrangle de plus en plus, la surface de contact des deux portions de l'épiderme diminue, la région basale refoulant les tissus devant elle avance, de plus en plus dans la cavité du lobe céphalique et n'est plus relié à la région cuticulaire que par un pédoncule. Les cellules nerveuses restent cantonnées les unes dans la portion cuticulaire, les autres dans le cerveau ainsi formé et il ne reste dans le pédoncule que des prolongements des cellules nerveuses (soit des extrémités basales, soit des extrémités cuticulaires ou bien les deux) et les extrémités basales des cellules de soutien. Le pédoncule ainsi formé n'est autre chose que *le nerf*.

La surface de contact des deux portions de l'épiderme qui constitue l'ébauche nerveuse peut s'étrangler en plusieurs points, le périotoine peut pénétrer de plusieurs côtés et entourer plusieurs portions de la zone de contact. Cela n'a pas d'importance ; il se forme plusieurs nerfs au lieu d'un, mais toujours ces nerfs seront limités par la basale de tout côté. On peut donc formuler la proposition suivante :

Les nerfs des organes des sens spécialisés sont dans leur portion libre, les restes de la communication primitive entre la portion basale (ganglion) et la portion cuticulaire (organe des sens) de la paroi épidermique qui constitue l'ébauche de la région sensitivo-nerveuse correspondante.

Si cette proposition est vraie, on s'explique pourquoi la loi des connexions nerveuses de Geoffroy Saint-Hilaire a partout été vérifiée et se trouve être l'une des bases de l'anatomie comparée. Il n'est pas besoin de long développement pour comprendre que :

Les connexions nerveuses entre les organes des sens et les centres nerveux sont primitives et sont la conséquence forcée du développement phylogénétique et embryonnaire des deux catégories d'organes (1).

Il est très facile d'appliquer à tous les invertébrés la proposition précédente. Il n'en est pas de même pour les vertébrés, à première vue, car le système nerveux central se forme par un invagination, le tube médullaire, qui s'isole complètement du reste de l'épiderme. Les connexions avec les organes périphériques sont donc forcément secondaires.

L'explication de cette anomalie apparente est extrêmement facile

(1) L'embryogénie fournit aussi des preuves à l'appui de cette proposition et à ce sujet une observation de *Kleinenberg* (86, p. 65-66) est surtout importante. Décrivant le développement du centre antennaire au dépens de l'antenne il dit que : « Die Leitungsbahnen zwieschen den empfindlichen Antennen und dem Centralorgan sind schon durch die Entstehungsweise des letzteren vorgezeichnet... Die Zellen, welche sich ablösen um zum Centralorgan geschlagen zu werden, bleiben aber mit einem Faden in Sinnesorgan stecken ».

Il ne faut pas confondre les propositions de plus haut avec les idées de *Hensen* (64). Il y a bien un point commun ; c'est que les connexions du centre nerveux et de l'organe terminal sont primitives, mais la manière dont les connexions s'effectuent sont différentes. *Hensen* croit aux relations de continuité primitive des différents éléments, tandis qu'ici on soutient que si la continuité existe (ce qui est très improbable) elle ne peut être que secondaire. Pour *Hensen* l'ébauche sensitivo-nerveuse est un sincytium à éléments situés à des niveaux différents ; pour moi l'ébauche nerveuse est une couche épidermique unicellulaire, dont les éléments sont unis à la cuticule et à la basale et non entre eux, et qui conservent leurs rapports quelle que soient les modifications subies.

lorsqu'on a établi les homologues entre le système sensitivo-nerveux des invertébrés et celui des vertébrés. On a vu que toute la région sensitivo-nerveuse des Polychètes n'est qu'une simple paroi épidermique unicellulaire modifiée. Le tube nerveux des vertébrés n'est aussi qu'une simple paroi épidermique unicellulaire modifiée, comme le montre l'embryogénie de ces animaux, seulement ici de par le mode de développement, c'est la basale qui est à l'extérieure et la cuticule à l'intérieur [le canal de l'épendyme représente en effet une portion de l'espace externe]. La structure des deux est identique; les cellules épendymaires correspondent aux cellules de soutien ou vibratiles, les neuroblastes aux cellules nerveuses épidermiques ou ganglionnaires. Cela n'a pas besoin de grand développement, la simple inspection des figures de coupes de l'organe nuchal et des coupes de la moelle des embryons de vertébrés suffit amplement pour le démontrer. Le nerf est dans les deux cas tout contre la basale du côté externe de la paroi, dans la moelle des vertébrés parce que la basale est externe, du côté interne dans la paroi sensitive des invertébrés parce que la basale est interne. L'accroissement en épaisseur dans les deux cas, se fait par la multiplication des cellules nerveuses épidermiques ou neuroblastes dans la région basale de la paroi. La structure de la paroi cérébrale n'est aussi que l'exagération de la structure médullaire, on peut donc dire :

Le tube nerveux qui forme le système nerveux central des vertébrés est l'homologue de toute la région sensitivo-nerveuse [aire sensitive + centre nerveux] des Polychètes. La structure fondamentale de ces deux organes est identique, les deux n'étant que la transformation d'une couche épidermique unicellulaire primitive, comprise entre la cuticulé et la basale. La seule différence que présente le tube nerveux des vertébrés avec la région sensitivo-nerveuse des Polychètes est que, dans le premier, la basale est à l'extérieur et la cuticule à l'intérieur. Cette différence n'est que la conséquence du mode de développement du tube nerveux.

Les vertébrés sont recouverts par une couche ectodermique qui, dans les stades initiaux du développement, est unicellulaire. Personne

n'a mis en doute l'homologie de cette paroi avec l'épiderme des Polychètes. On peut donc dire :

L'épiderme des vertébrés est l'homologue de l'épiderme des Polychètes. Les deux sont compris entre une cuticule et une basale, ayant dans les deux cas la même situation respective, la cuticule à l'extérieur et la basale à l'intérieur.

Si l'on compare maintenant l'invertébré au vertébré et si l'on fait abstraction de tous les autres organes, en ne considérant que les rapports des parois épidermiques, on peut établir le schéma suivant :

L'invertébré est formé par une seule enveloppe épidermique, le vertébré par deux enveloppes emboîtées; une externe dont les éléments présentent vers l'extérieur la même connexion que chez l'invertébré, une interne dont les éléments présentent vers l'extérieur la connexion opposée. En d'autres termes : Le vertébré est formé par deux enveloppes épidermiques emboîtées se regardant par la basale.

Cette constatation donne la clef des différences qu'il y a entre le système nerveux des vertébrés et des invertébrés et permet d'établir les homologies réelles entre ces deux groupes. En effet, prenons un exemple concret, l'œil. Chez les Polychètes cet organe avec son nerf et son centre n'est que la transformation de l'enveloppe épidermique et tout se trouve logé dans l'épaisseur de cette dernière. La connexion entre la cellule oculaire, le nerf et l'organe central, est la conséquence nécessaire du développement du complexe ou région optique et cette connexion est donc primitive.

Chez le vertébré, l'œil est formé par deux parties différentes :

a) Une évagination de l'enveloppe interne (la paroi cérébrale) qui formera la rétine et le nerf optique. Cette évagination est strictement homologue à toute la région optique de l'invertébré, et dans son intérieur les connexions seront tout aussi *primitives*, tout aussi *conséquences nécessaires* du mode de développement que dans la région optique de l'invertébré. Seulement, comme chez le vertébré la basale est à l'extérieur, les cellules sensibles (bâtonnets et cône) et les fibres

nerveuses seront dans un rapport qui est l'inverse de celui des éléments de la région optique de l'invertébré.

b) Une invagination de la paroi externe (épiderme) qui formera le cristallin. [Je laisse de côté les produits mésodermiques.] Cette invagination est aussi l'homologue de toute la région optique, et les connexions à son intérieur seront aussi primitives.

L'œil de l'invertébré n'est donc pas comparable à l'œil tout entier du vertébré puisque ce dernier est formé par deux parties qui sont, toutes deux, homologues à toute la région optique du premier.

Ces faits peuvent s'étendre à tous les organes des sens (1), et cela se conçoit aisément. Les deux enveloppes du vertébré peuvent produire en se modifiant des formations analogues aux transformations que subit l'enveloppe simple des invertébrés.

Il est inutile, je crois, d'insister plus longuement en apportant des preuves plus nombreuses. Le lecteur au courant de la structure et du développement du système nerveux des vertébrés pourra trouver de nombreux exemples et applications. Il suffit d'énoncer les propositions suivantes :

Les régions sensitivo-nerveuses des invertébrés ne sont pas homologues des régions sensitivo-nerveuses des vertébrés. Chez les invertébrés ces régions sont produites par les transformations d'une région de l'unique enveloppe ectodermique qui limite leur corps à l'extérieur. Chez les vertébrés ces régions sont formées par deux ébauches, provenant de la transformation des deux enveloppes ectodermiques emboîtées.

Morphologiquement, la région sensitivo-nerveuse des vertébrés est formée par deux régions sensitivo-nerveuses d'invertébrés, une externe à éléments disposés comme chez l'invertébré, et l'autre interne à éléments disposés en ordre inverse.

(1) HOFMANN (94) a démontré en effet que chez *Acanthias* les nerfs crâniens segmentaires et les nerfs spinaux dorsaux ne naissent pas comme des excroissances segmentaires dorsales d'une crête dorsale médiane, mais sont des *évacinations* paires et segmentaires du tube médullaire même. Ils sont donc un développement *identique à celui de la vésicule oculaire*.

L'union des ébauches des deux enveloppes ectodermiques du vertébré est secondaire, mais la connexion des éléments à l'intérieur de chaque ébauche est primitive, comme dans la région sensitivo-nerveuse de l'invertébré et n'est que la conséquence nécessaire du développement de ces ébauches

Les quatre sortes de cellules (de soutien, vibratiles, glandulaires et nerveuses) qui entrent dans la constitution de l'épiderme et de ses modifications ne sont pas fondamentalement différentes. L'épiderme de l'embryon est formé par une seule catégorie de cellules, dont l'aspect et la forme sont les mêmes que ceux des cellules de soutien qui forment l'épiderme indifférent des Polychètes adultes. Ce sont des cellules presque cubiques ou légèrement allongées dont la connexion cuticulaire se fait sur une large surface et dont la connexion basale est aussi très étendue, et ne possède que quelques filaments basaux courts et assez épais. Toutes les autres catégories de cellules se forment pendant le développement aux dépens de ces cellules épidermiques embryonnaires par des modifications qui s'introduisent dans leur structure protoplasmique à la suite de différenciations fonctionnelles. Les cellules de soutien, dans les endroits où l'épiderme adulte n'a pas subi d'adaptation fonctionnelle spéciale, conservent l'aspect et la structure de ces cellules embryonnaires. On peut donc émettre la proposition suivante :

Les diverses catégories de cellules qui entrent dans la constitution de la paroi épidermique et de ses dérivés ne sont que des modifications d'une seule et même catégorie d'éléments : la cellule épidermique embryonnaire, dont les cellules de soutien non spécialisées de l'adulte sont les représentants, presque pas modifiés.

La cellule épidermique embryonnaire ou, ce qui revient au même, la cellule de soutien de l'adulte, sécrète du côté externe la cuticule, du côté interne par l'intrication des filaments postérieurs forme la basale. Ces cellules, placées à côté les unes des autres, sont unies par leur face latérale par simple contact. Elles peuvent donc s'écarter les

unes des autres, mais elles ne peuvent pas quitter leurs connexions basales et cuticulaires. Quelles que soient les modifications que subit leur corps cellulaire, les extrémités externes et internes restent toujours attachées à la cuticule et à la basale. Lorsqu'une cellule épidermique se divise, la ligne de séparation est toujours dirigée dans le sens de l'épaisseur de la paroi épidermique, de sorte que, dès leur naissance, les deux cellules filles possèdent déjà les mêmes connexions que la cellule mère. Ces deux points fixes, la connexion cuticulaire et la connexion basale, sont l'un des principaux facteurs de la morphologie des cellules épidermiques et sont les causes tangibles de la polarité (il ne faut pas prendre ce terme dans son sens physiologique) cellulaire.

Toute cellule épidermique, sans excepter les cellules nerveuses, sont primitivement bipolaires. L'un des pôles est formé par la connexion cuticulaire, l'autre par la connexion basale (1).

Les embryons dont la paroi épidermique n'est formée que par des cellules embryonnaires, ressentent cependant les sensations tactiles, visuelles, etc., sont enveloppés par une mince cuticule et peuvent se couvrir d'une mince couche de mucus. Les différentes sensations, la propriété de sécréter la cuticule et la propriété de sécréter une substance muqueuse sont dans les attributs de la cellule épidermique embryonnaire. Il va sans dire que la sensation tactile ou dermatoptique est très faible, mais elle existe néanmoins ; la cuticule est bien mince et la sécrétion bien peu abondante, mais on n'en constate pas moins la présence. La cellule épidermique embryonnaire a déjà un peu perfectionné certaines propriétés inhérentes à tout protoplasme vivant non différencié : la sensibilité et la sécrétion.

La cellule épidermique embryonnaire ou la cellule universelle (2) possède à l'état diffus les différentes propriétés qui carac-

(1) Je rappelle seulement que HISS (86) a démontré que les neuroblastes des ganglions spinaux des vertébrés sont toujours bipolaires.

(2) J'appelle *universelles* les cellules épidermiques qui ne se sont pas spécialisées dans un sens donné, qui possèdent donc toutes les propriétés protoplasmiques à peu près au même degré.— Ce terme est meilleur que : cellule indifférente, car cette sorte de cellule n'est nullement insensible aux excitations externes ou internes.

térisent les diverses catégories de cellules spécialisées qui en dérivent.

Les cellules nerveuses, ciliées, de soutien et glandulaires, n'acquièrent une spécialité qu'aux dépens des autres propriétés protoplasmiques. La cellule de soutien très allongée, peut sécréter la cuticule, mais elle perd son excitabilité. Son plasma devient fibreux et offre par cette structure une résistance spéciale à la traction. La cellule glandulaire n'est ni excitable, ni capable de sécréter la cuticule, ce qui explique la formation de l'orifice excréteur dans la cuticule. Les cellules ciliées ont subi une transformation moins grande, ce qui explique pourquoi elles peuvent encore sécréter la cuticule, mais en bien moins grande quantité que les cellules de soutien. Les cellules nerveuses ne peuvent ni sécréter, ni offrir de résistance à la traction, mais elles ont une sensibilité bien plus forte que les cellules embryonnaires. Il est certain que :

Lorsqu'une cellule embryonnaire ou universelle se spécialise, elle n'acquiert la propriété qui lui donne son caractère qu'aux dépens des autres propriétés dont elle était primitivement pourvue.

Le cytoplasme des cellules embryonnaires ou universelles présente un aspect homogène. Il en est tout autrement pour les cellules spécialisées. En effet, dans la masse homogène, qui paraît constituer le fond primitif, apparaissent, au fur et à mesure de la spécialisation des cellules, des formations qui varient avec la fonction cellulaire. Le cytoplasme des longues cellules de soutien a une structure fibrillaire, celui des cellules glandulaires une structure alvéolaire, celui des cellules ciliées une structure granulée et, enfin, le cytoplasme des cellules nerveuses contient des granulations chromophiles et des fibrilles particulières (1). On peut donc dire :

La structure du cytoplasma est la fonction du rôle physiologique de la cellule.

(1) Voyez pour la structure de la cellule nerveuse, *Pflücke* (95) qui a donné l'historique complet de cette question.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1792.** BRUGUIÈRE, Histoire naturelle des vers. T. I [*Encyclopédie méthodique, Paris, Panckoucke, 757 p.*].
- 1820.** SAVIGNY (J.-C.), Système des Annélides, principalement de celles des côtes de l'Egypte et de la Syrie [*Description de l'Egypte. Histoire naturelle t. I, 125 p.*].
- 1834.** AUDOUIN et MILNE-EDWARDS, Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, etc. [*Paris, Crochard, t. II (Annélides), 290 p., 18 pl.*].
- 1845.** JOHNSTON (G.), Miscellanea Zoologica [*Ann. and Mag. nat. Hist. (sér. 1), t. XVI, p. 4-10, pl. II.*].
- 1850.** GRUBE (A.-E.), Die Familien der Anneliden [*Arch. für Naturgeschichte, Jahrg. 16, Bd. I, p. 249-364.*].
- 50.** QUATREFAGES (A. DE), Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Polyophtalmiens (*Polyophtalmea. nob.*) [*Ann. des sc. nat., ser. 3, Zoologie, t. XIII, p. 5-24 pl. II.*].
- 50.** SARS (M.), Beretring om en i Sommeren 1849 foretagn Zoologisk Reise i Lofoten og Finmarken [*Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, t. VI, p. 121-211, 1851. Separatim : Christiania, Dahl, 1850, 91 p.*].
- 1851.** WILLIAMS (TH.), Report on the British Annelida. [*Rep. Brit. Ass. 21 Meet, 1851, p. 159-272, pl. II-XI.*].
- 1855.** GRUBE (ED.), Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden [*Archiv. für Naturgeschichte, Jahrg. 21, Bd. I, p. 81-136, pl. III-V.*].
- 1857.** KINBERG (I.-G.-H.), Animalia Annulata nova sive minus cognita [*Ofv. af Kongl. Vetensk. — Akad. Forh., p. 11-14 (1857).*].
- 1858.** KINBERG (I.-G.-H.), Annulata-Kongliga svenska fregatten Eugénies resa omkring Jorden, etc., Zoologi I [*Stockholm. P. A. Norstedt et Söner, Häft 4, Annulater, p. 9-32.*].
- 1861.** SCHMARDA (L.), Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde, 1853 bis, 1857 [*Leipzig, Engelmann, Bd. I, Zweite Hälfte (Anneliden), 164 p., 22 pl.*].
- 1862.** KEFERSTEIN (W.), Untersuchungen über niedere Seethiere [*Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XII, p. 1-147, pl. I-XI.*].
- 62.** SARS (M.), Uddrag af en Afhandling over norske Annelider [*Forh. i Vidensk.-Selsk. i Christiania (aar 1861), p. 50-59.*].
- 1863.** GRUBE (ED.), Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden-Sechster Beitrag [*Archiv. für Naturgeschichte, Jahrg. 29, Bd. I, p. 36-69, pl. IV-VI.*].

1864. CLAPARÈDE (ED.), Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales) [*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, t. XVII, p. 263-600, pl. I-VIII].
- 64. EHLERS (E.), Die Borstenwürmer-I^o Theil [*Leipzig, Engelmann*, p. 1-268, pl. I-XI].
- 64. HENSEN (V.), Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlarve [*Archiv. für path. Anat., Bd. XXXI*, p. 51-73, 2 pl.].
1865. CLAPARÈDE (ED.), Compte rendu sur la « Note sur la classification des Annélides » de Quatrefages [*Bibliothèque Univers.*, t. XXII, p. 346].
- 65. QUATREFAGES (A. DE), Histoire naturelle des Annélides marins et d'eau douce, Annélides et Géphyriens [*Paris, Librairie encycl. Roret*, t. I, VII+588 p., t. II, 794 p., t. III, 24 p., 20 pl.].
- 65 a. QUATREFAGES (A. DE), Note sur la classification des Annélides [*C. R. Ac. sc. Paris*, t. LX, p. 586-601].
- 65 b. QUATREFAGES (A. DE), Note sur la classification des Annélides, et réponse aux observations de M. Claparède [*Ann. sc. nat., 5 ser. Zoologie*, t. III, p. 253-296].
1867. KINBERG (I.-G.-H.), On Amphinomernas systematik [*Ofvers. K. vet. Akad. Förh., Arg.* 22, p. 83-91].
- 67. MALMGREN (A.-J.), Annulata polychæta Spetsbergiæ, Grönlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ hactenus cognita [*Ofvers. K. vet. Akad. Förh., Arg.* 24, p. 127-238, pl. II-XV].
1868. CLAPARÈDE (ED.), Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Première partie [*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, t. XIX, p. 313-584, pl. I-XVI].
- 68. EHLERS (E.), Die Borstenwürmer-II^o Theil [*Leipzig, Engelmann*, p. 269-748, pl. XII-XXIV].
1870. BAIRD (W.), Contributions towards a Monograph of the Species belonging to the Amphinomacea, with a List of the known species, etc. [*Journ. of the Proceedings Linn. Soc. London., Zoologie*, V. X, p. 215-250, pl. IV-VI].
1876. SEMPER (C.), Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III Strobilation un Segmentation [*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg, Bd. III*, p. 115-404, pl. V-XV].
1877. MAC-INTOSH (W.-C.), On British Annelida. Part I: Euphrosinidæ, Amphinomidæ, Aphroditidæ, Polynoïdæ, Acoetidæ and Sigalionidæ [*Trans. Zool. Soc. London*, V. IX (Part VII), p. 371-394, pl. 67-70].
1878. GRUBE (ED.), Annulata Semperiana [*Mém. de l'Acad. imp. des sc. de Saint-Pétersbourg*, sér. 7, t. XXV, IX+308 p., 15 pl.].
1879. LANGERHANS (P.), Die Wurmfauna von Madeira-I^o Theil [*Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII*, p. 513-592, pl. XXXI-XXXIII].
1880. LANGERHANS (P.), Die Wurmfauna Madeiras-II^o Theil [*Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII*, p. 271-316, pl. XIV-XVII].
1881. SPENGLER (J.-W.), *Oligognathus Bonelliæ* eine schmarotzende Eunice [*Mitth. der Zool. St. von Neapel, Bd. III*, p. 15-52, pl. II-IV].

1882. GOETTE (A.), Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere-1 Heft Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer I [Leipzig, verl. Leopold Voss, 104 p., 6 pl.].
- 82. MEYER (Ed.), Zur Anatomie und Histologie von *Polyophtthalmus pictus* (Cap.) [Arch. f. Mikr. Anat. Bd. XXI, p. 769-823, pl. XXXII-XXXIII].
- 82. SALENSKY (W.), Études sur le développement des Annélides, 1 et 2 [Arch. de Biologie, t. III, p. 344-378, pl. XIV-XV et p. 560-604, pl. XXIII-XXVII].
1883. FISCHER (W.), Ueber *Capitella capitata*. Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Histologie der Anneliden [Zoologischer Anzeiger, Jahrg VI, p. 271-273].
- 83. KALLENBACH (E.), Ueber *Polinoe cirrata* (O. Fr. Millr.). Ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Kieler Bucht. [Inaug. Dissertation-Universität Iena-Eisenach Hofbuchdruckerei, 33 p., 1 pl.].
- 83. LEVINSEN (G.-M.-R.), Systematisk-Geografisk Oversigt over de Norske Annulata Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi-Forste Halvdel. [Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Foren, 1882, p. 160-251, pl. VII].
- 83. SALENSKY (W.), Études sur le développement des Annélides. 3 à 5 [Archives de Biologie, t. IV, p. 142-264, pl. IV-IX].
1884. DRASCHE (R. v.), Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. — I. Heft. Entwicklung von *Pomatoceros triquetus* L. [Wien, Verl. v. Gerolds Sohn, 10 p., 3 pl.].
- 84. FRAIPONT (J.), Recherches sur le système nerveux central et périphérique des Archiaméélides (*Protodrilus* et *Polygordius*) et du *Saccocirrus papillorcercus* [Archives de Biologie, t. V, p. 243-304, pl. XI-XV].
- 84. JOURDAN (Et.), Le cerveau de l'*Eunice Harassi* et ses rapports avec l'hypoderme [C. R. Ac. des sc. Paris, t. XCVIII, p. 1292-1294].
- 84. LANGERHANS (P.), Die Wurmfauna von Madeira-IV^e Theil [Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XL, p. 247-285, pl. XV-XVII].
- 84. LEVINSEN (G. M.-R.), Systematisk-Geografisk Oversigt over de Norske Annulata, Gephyrea, Chaetognatha og Balanoglossi. Anden Halvdel [Vidensk. Meddel. fra den natur. Foren. (1883), p. 92-350, pl. II-III].
1885. MAC-INTOSH (W.), Report on the Annelida Polychæta collected by H. M. S. Challenger, etc. [Report on the scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the Years 1873-76, Zoology, V. XII, 554 p., 94 pl.].
- 85. PRUVOT (G.), Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides polychètes [Arch. de zool. exp. et gén., ser. 2, t. III, p. 211-336, pl. XI-XVI].
1886. HISS (W.), Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln [Abh. d. math. phys. Kl. d. Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XIII, p. 479-514, I pl.].
- 86. HORST (R.), Contributions towards the knowledge of the Annelida Polychæta - I Amphinomidæ [Notes from the Leyden Museum, V. VIII, p. 157-174, pl. VII-VIII].
- 86. KLEINENBERG (N.), Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopado-*

- rynchus*. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychaeten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLIV, p. 1-227, pl. I-XVI).
- 86 SEDGWICK (A.), The Development of the Cape Species of *Peripatus* [*Quart. Journ. of Mik. Science* (new series) V. XXVI, p. 175-212, pl. XII-XIV].
- 86. VIGUIER (C.), Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger — II. Recherches sur Alesnnélides pélagiques [*Arch. de zool. exp. et gén.*, ser. 2 t. IV, p. 347-442, pl. XXI-XXVII].
1887. EHLERS (E.), Report on the Annelida-Reports on the Results of dredging.. in the U. S. Coast Survey Steamer « Blake » [*Mem. of the Mus. of Comp. Zoology at Harvard College*, t. XV, 335 p., 60 pl.].
- 87. EISIG (H.), Capitelliden [*Fauna und Flora des golfes von Neapel und der Angrenzenden meeres-Abschnitte. XVI^e Monographie*, 906 p., 37 pl.].
- 87. FRAIPONT (S.), Le genre *Polygordius* [*Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte. XIV^e Monographie*, 125 p., 16 pl.].
- 87. JOURDAN (ET.), Études histologiques sur deux espèces du genre *Eunice* [*Ann. des sc. nat.*, ser. 7, t. II, p. 239-304, pl. XII-XVI].
- 87. KUKENTHAL (W.), Ueber das Nervensystem der Opheliaceen [*Jenaische Zeitschrift f. Naturw.* Bd. XX, p. 511-580, pl. XXII-XXIV].
- 87. MEYER (Ed.), Studien über den Körperbau der Anneliden I-III [*Mitth. der Zool. St. Neapel*, Bd. VII, p. 592-741, pl. XXII-XXVII].
- 87. ROHDE (E.), Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten [*Zoologische Beiträge, herausg. v. Dr. A. Schneider*, Bd. II, p. 1-81, pl. I-VII].
- 87. SALENSKY (W.), Études sur le développement des Annélides. Deuxième partie. — Conclusions et Réflexions [*Archives de Biologie*, t. VI (1885), p. 589-654, pl. XXIV].
- 1888 GRAFF (L. v.), Die Anneliden Gattung *Spinther* [*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XLVI, p. 1-66, pl. I-IX].
- 88. LANG (A.), Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. [*Iena, Fischer*, 166 p.]
- 88. MEYER (Ed.), Studien über den Körperbau des Anneliden IV [*Mitth. der Zool. St. Neapel*, Bd. VIII, p. 462-662, pl. XXIII-XXV].
1889. — CLAUS (C.), Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers [*Arb. aus. den. Zool. Inst. d. Univ. Wien. und der Zool. St. in Triest*, Bd. VIII, p. 313-326].
- 89. HALLER (B.), Beiträge zur Kenntniss der Textur des Central-nervensystems höherer Würmer [*Arb. aus. dem. Zool. Inst. der Univ. Wien. und der Zool. St. in Triest*, Bd. VIII, p. 175-312, pl. XVI-XX].
1890. MEYER (Ed.), Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms [*Biologisches Centralblatt*, Bd. X, p. 296-308].
- 90a. MEYER (Ed.), Ueber die morphologische Bedeutung der borsten tragenden

- « Fühlercirren » von *Tomopteris*. [*Biologisches Centralblatt*, Bd. X, p. 506-507].
1891. HATSCHEK (B.), Lehrbuch der Zoologie. Eine morphologische Uebersicht des Thierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft. — Dritte Lieferung [*Jena, Verl. v. G. Fischer*, 127 p.]
- 91. PRUVOT (G.), Sur la régénération des parties amputées comparée à la stolonisation normale chez les « Syllidés » [*Ass. française pour l'avancement des Sc. Congrès de Limoges*, 1890, 6 p.].
- 91. SOULIER (A.), Etudes sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (sécrétion du tube et appareil digestif) [*Montpellier, Imprimerie Serre et Rivome*, 310 p., 10 pl.]
- 91. WALDEYER (W.), Uebersicht der neueren Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems [*Leipzig, Verl. G. Thieme*, 64 p. Extr. de *Deutsche med. Wochenschr.*, n° 44 et s.].
1892. ANDREWS (E. A.), On the Eyes of Polychaetous Annelids [*Journ. of Morphology*, V. VII, p. 169-122, pl. IX-XII.]
- 92. EHLERS (E.), Die Gehörorgane der Arenicolen [*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. LIII, suppl., p. 217-285, pl. XI-XIV].
- 92. JOURDAN (E.), Etude sur les épithéliums sensitifs de quelques vers annelés [*Ann. des sc. nat., sér. 7, t. XIII*, p. 227-258, pl. V-VI].
- 92. LENHOSSÉK (M. v.), Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei *Lumbricus* [*Arch. f. Micr. Anat. Bd. XXXIX*, p. 102-136, pl. V].
- 92. WAWRZIK (E.), Ueber das Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. [*Zoologische Beiträge, herausg. v. Dr. A. Schneider*, Bd. III, p. 107-127, pl. XIV-XIX].
- 92. WILSON (E.-B.), The Cell-lineage of *Nereis*. A Contribution to the Cytogeny of the Annelid Body [*Journ. of Morphology*, V. IV, p. 361-480, pl. XIII-XX].
- 92. WISTINGHAUSEN (C. v.), Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerili* - Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten - Erster Theil [*Mitth. der Zool. St. von Neapel*, Bd. X, p. 41-74, pl. VI-VII].
1893. DOGIEL (A.-S.), Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Achsencylinder — Nerven — Fortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten) [*Archiv. f. Mikr. Anat. Bd. XLI*, p. 62-87, pl. IX-X].
- 93. HATSCHEK (B.), System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht [*Lotos*, Bd. XIII (1892), p. 123-126].
- 93. MALAQUIN (A.), Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement [*Lille, Danel*, 477, p., 14 pl., extrait des *Mém. de la Soc. des sciences et arts de Lille*].
1894. GOLGI (C.), Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Traduit par R. Teuscher [*Jena*, 272 p., 30, pl.].
- 94. HÆCKER (V.), Die Entwicklung der Polynöe-Larve [*Zool. Jahrbücher-Abth. f. Anat. u. Ont.*, Bd. VIII, p. 245-288, pl. XIV-XVII].

- 94. HOFMANN (C. K.), Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes [*Anatomischer Anzeiger*, t. IX, p. 638-653].
- 94. MC. INTOSH (W.-C.), A Contribution to our Knowledge of the Annelida. — On some Points in the Structure of Euphrosyne. — On certain young Stages of *Magelona* and on Claparede's unknown Larval *Spio* [*Quart. Journ. of Micr. Sc.* (new series) V. XXXVI, p. 53-76, pl. VI-VIII].
- 94. RACOVITZA (E.-G.), Sur le lobe céphalique des Euphrosyne [*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXIX, p. 1226-1228].
- 94. SAINT-JOSEPH (Baron de), Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Troisième partie [*Ann. des Sc. nat.*, sér. 7^e, t. XVII, p. 1-395, pl. I-XIII].
- 1895. EHLERS (E.), Compte rendu analytique du travail de Racovitza (94). [*Zoologisches Centralblatt*, t. II, p. 26-27].
- 95. HALLER (B.), Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier [*Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XXIII, p. 21-122, pl. I-VII].
- 95. LANGDON (F.-A.), The Sense-organs of *Lumbricus agricola*. Hoffm. [*Journ. of Morphology*, V. XI, p. 193-234, pl. XIII-XIV].
- 95. LENHOSSEK (M.-v.), Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen. Zweite auflage [*Berlin, Fischer's Medicin Buchhandlung H. Kornfeld*, 409 p., 6 pl.].
- 95. PFLÜCKE (M.), Zur Kenntniss des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. [*Zeitschr. f. Wiss. Zoologie*, Bd. LX, p. 500-542, pl. XXVII].
- 95. PRUVOT (G.) et RACOVITZA (E.-G.), Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls. Première partie [*Arch. de zool. exp. et gén.*, ser 3, t. III, p. 339-492, pl. XV-XX].
- 95. RACOVITZA (E.-G.), Sur le rôle des Amibocytes chez les Annélides Polychètes [*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXX, p. 464-467].
- 95. RETZIUS (G.) 2. Zur Kenntniss der Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychaeten [*Biologische Untersuchungen.-Neue Folge* VII (1895), p. 6-11, pl. II et III].
- 95. ROHDE (E.), Ganglienzelle, Ayencylinder, Punksubstanz und Neuroglia [*Arch. für mikrosk. Anat.*, t. LIV, p. 387-412, pl. XXIV].

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRÉS COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

Ai, antenne impaire.
Ae, — externe.
Alv, alvéole épidermique.
B, bouche.
Bs, basale.
b.Plq, bord de la plaque céphalique des Maldaniens.
C, encéphale.
Ca, cerveau antérieur.
Cm, — moyen.
Cp, — postérieur.
Ch.g, chaîne ganglionnaire ventrale.
Cntf, connectif.
Cl.gl, cellule glandulaire.
Cl.m, — migratrice.
Cl.n.ep, — nerveuse épidermique.
Cl.n.ep^o, — — — sans prolongements.
Cl.n.ep¹, cellule nerveuse épidermique unipolaire.
Cl.n.ep², cellule nerveuse épidermique bipolaire.
Cl.n.ep³, cellule nerveuse épidermique tripolaire.
Cl.n.g, cellule nerveuse ganglionnaire.
Cl.pr, — péritonéale.
Cl.s, — de soutien.
Cl.v, — ciliée ou vibratile.
Cu, cuticule.
Cu.b, couche de bâtonnets de la cuticule d'*Euphrosyne*.
Cr.Prđ, cirrhe parapodial.

cr. Org N, crête de l'organe nucal des Maldaniens.
D, cavité générale.
D.Lc, — du lobe céphalique.
D.OrgN, cavité générale de l'organe nucal.
Dp, cavité générale du palpe.
Ep, épiderme.
Fm.Mc, fibre musculaire des muscles circulaires.
Fm.Mn, fibre musculaire des muscles nucaux.
Fm.Mo, fibre musculaire des muscles obliques.
GA, ganglion antennaire.
GP, — palpaire.
Goe.a, — optique antérieur.
Goe.p, — — postérieur.
Gl.ep, glandes épidermiques.
Gl.n, — de l'organe nucal.
Gl.P, — du palpe.
I, tube digestif.
kb, connexion basale des cellules épidermiques.
kc, connexion cuticulaire des cellules épidermiques.
Lc, lobe céphalique.
Lc.i, région inférieure du lobe céphalique d'*Eurythoe*.
Lc.s, région supérieure du lobe céphalique d'*Eurythoe*.
M, muscles.

Mc, muscles circulaires.
ML, — longitudinaux.
Mn, — nucaux.
Mo, — obliques.
Mtr, — de la trompe.
Nae, nerf des antennes externes.
Na_i, — de l'antenne impaire.
Nn, — nucal.
Nn._i, — inférieur.
Nn._s, — supérieur.
Noe. a, nerf des yeux antérieurs.
Noe. p, — — postérieurs.
Np, — du palpe.
N. kb, — formé par les connexions basales.
N. kc, nerf formé par les connexions cuticulaires.
nu, noyaux.
nu. gl, — des cellules glandulaires.
Oe, œil.
Oe. a, œil antérieur.
Oe. p, — postérieur.
Org N, organe nucal.
Org N. ll, lobe latéral de l'organe nucal.
Org N. lm, — moyen. —

P, palpe.
Per, péritoine.
Plq, plaque céphalique des Maldaniens.
Prd, parapode.
P. st, stylode du palpe.
pl, plateau des cellules ciliées.
pg, pigment.
Sb. p, substance ponctuée.
S. Org N, sillon de l'organe nucal des Maldaniens.
T, cirrhe tentaculaire.
Ta, région tendineuse des muscles nucaux.
Tr, trompe.
U, névroglie.
V, cils vibratiles.
Vb, bandes ou gouttières ciliées.
Vs, vaisseau.
Y, ligne de séparation approximative entre la région palpaire et la région sincipitale.
Z, ligne de séparation approximative entre la région sincipitale et la région nucale.

PLANCHE I (1)

EURYTHOE CF. BOREALIS Sars.

FIG. 1. — Extrémité antérieure d'un jeune ayant 24 segments, vue du côté dorsal. Dessinée sur le vivant. Gr. 54 d.

Lic.s, portion supérieure du lobe céphalique. *Lc.i*, portion inférieure du lobe céphalique. *OrgN. ll.*, lobe latéral de l'organe nucal. *OrgN.lm.*, lobe moyen de l'organe nucal. *I.IV*, les quatre premiers segments de l'animal.

FIG. 2. — La même vue du côté ventral. Dessinée sur le vivant. Gr. 54 d.

Mêmes lettres que pour la fig. 1.

FIG. 3. — Extrémité antérieure d'un autre échantillon plus âgé (30 segments) vue de profil. Dessinée sur le vivant. Gr. 54 d.

Mêmes lettres que pour la fig. 1.

Tr.l, région lisse de la trompe. *Tr.p.*, région plissée de la trompe. L'animal avait projeté sa trompe au moment où il a été plongé dans l'anesthésique, aussi le dessin de cet organe ne doit pas représenter l'état normal d'extrovasion. *I.V*, les cinq premiers segments de l'animal.

FIG. 4 à 6. — Trois coupes sagittales à travers le lobe céphalique de l'échantillon dessiné dans la fig. 1. Ces coupes sont choisies dans la même série, mais ne sont pas consécutives. Epaisseur de la coupe : 1/75 millim. Gr. 108 d.

Méthode. — Fixation au sublimé acétique, double coloration au carmin aluné et à l'éosine.

Mêmes lettres que pour la fig. 1.

Fig. 4. — Coupe passant à travers l'antenne externe (*Ae.*), l'œil antérieur (*Oe. a.*) et postérieur (*Oe. p.*) en intéressant le bord du lobe latéral de l'organe nucal (*OrgN.*). Elle permet de voir l'indépendance du cerveau antérieur (*Ca.*), du cerveau postérieur (*Cp.*) et des deux ganglions optiques (*Goe. a.* et *Goe. p.*). On voit aussi le nerf palpaire (*Np.*) se fusionner avec la substance ponctuée du cerveau antérieur.

Fig. 5. — Coupe passant entre l'antenne externe et l'antenne impaire ; la moitié gauche du cerveau antérieur (*Ca*) est fusionnée avec le cerveau moyen (*Cm*) qui communique aussi avec la moitié gauche du cerveau postérieur (*Cp*). Le nerf nucal (*Nn*) pénètre dans la substance ponctuée du cerveau moyen et effectue son parcours

(1) Toutes les figures ont été établies au moyen de la chambre claire Abbé. Les grossissements ont été obtenus au moyen des objectifs apochromatiques 16,8, 4 mm., l'immersion homogène 2 mm. apert. 1,40 de Zeiss et l'immersion pantachromatique 2 mm. de Leitz, avec les oculaires compensateurs n° 2 et 4 de Zeiss.

sous l'organe nucal (*OrgN*) dont une plus grande région a été intéressée par la coupe.

Fig. 6. — Coupe passant par le plan sagittal médian de l'antenne impaire (*AI*) et du lobe médian de l'organe nucal (*OrgN*). Elle montre la région médiane du cerveau moyen (*Cm*) avec le nerf de l'antenne impaire (*Nai*) et en même temps les muscles de l'organe nucal formant un dissépinement dans le plan sagittal (*Mo*) et un autre dans le plan horizontal (*ML*).

EUPHROSYNE AUDOUINI M. Edw.

Fig. 7. — Extrémité antérieure d'un jeune individu vu du côté dorsal. Dessin fait d'après le vivant. Gr. 54 d.

Les soies n'ont pas été représentées pour ne pas compliquer la figure, et le flanc gauche a été supposé enlevé. *OrgN. lm.* lobe moyen de l'organe nucal (caroncule) *OrgN. ll.* lobe latéral de l'organe nucal. *I* à *IV*, les quatre premiers segments de l'animal.

Fig. 8. — Lobe céphalique d'un autre exemplaire vu de profil. Dessin fait sur le vivant. Gr. 54 d.

Les flancs ont été supposés enlevés par des coupes longitudinales pour permettre la vue complète du lobe céphalique caché par les parapodes des premiers segments.

Les gouttières ciliées (*V. b.*) ont été figurées comme des traînées blanches pour la commodité du dessin.

Mêmes lettres que pour la fig. 7.

Fig. 9. — Encéphale et extrémité antérieure de la chaîne ventrale obtenus par la dissection. Gr. 22 d.

La trompe (*Tr*) est supposée coupée au ras du collier œsophagien ; la chaîne ganglionnaire (*Ch. g*) est vue dans sa position normale ; mais l'encéphale a été rabattu en avant, aussi est-il vu par sa face postérieure. Les nerfs des antennes ne sont pas visibles à la suite de cette disposition, pas plus que les nerfs des yeux antérieurs. Cette figure est surtout destinée à montrer la grande indépendance des différents cerveaux et les différences de volume de l'encéphale et de la chaîne ganglionnaire.

PLANCHE II

EUPHROSYNE ANDOUINI (*suite*).

Fig. 10. — Encéphale vu de profil, placé avec les nerfs qui y aboutissent dans le contour de l'extrémité antérieure. Gr. 54 d.

Cette figure a été obtenue au moyen de la dissection, puis corrigée et complétée par l'étude des coupes en séries. Elle est destinée à montrer les relations des nerfs avec les organes et les rapports réels de l'encéphale à l'intérieur du lobe céphalique. Mêmes lettres que pour la figure 7. *Gl. P.* masse glandulaire du palpe. *Vs*, vais-

seau qui court à la surface de celle-ci; *pg*, pigment formant une calotte postérieure aux cerveaux postérieur (*Cp*) et moyen (*Cm*).

FIG. 11 et 12. — Deux coupes longitudinales du lobe céphalique, choisies dans la même série, mais non consécutives. Épaisseur de la coupe 1/75 millim. Gr. 103 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 11. — Coupe passant par le palpe (*P*), les yeux antérieurs (*Oe. a*), les yeux postérieurs (*Oe. p.*) et la moitié gauche de l'organe nucal (*OrgN*). Elle montre l'origine et le parcours des deux branches du nerf nucal (*Nn. s* et *Nn. i*), du nerf du palpe (*Np*) et enfin la structure et la disposition de la glande palpaire (*Gl. P*); on voit aussi l'indépendance du cerveau postérieur (*Cp*) et la distribution du pigment (*pg*) à l'intérieur des différents organes céphaliques. *I*, paroi supérieure du vestibule buccal. *X*, masse de cellules nerveuses épidermiques de petite taille, ressemblant exactement aux cellules qui forment les ganglions antennaires de certains Polychètes.

Fig. 12. — Coupe passant par le plan sagittal médian du lobe céphalique, de l'antenne impaire (*Ai*) et du lobe médian de l'organe nucal (*OrgN. lm*). Elle montre le parcours du nerf de l'antenne impaire (*Na i*) et la disposition des muscles nucaux (*Mn*) qui forment un dissépinement longitudinal dans l'organe nucal et se continuent avec les muscles obliques (*Mo*) qui vont s'insérer sur la paroi supérieure du vestibule buccal. *I*, plafond du vestibule buccal et plis divers de la trompe. *Gl. n*, région glandulaire de l'organe nucal formé par des cellules glandulaires enchâssées dans le réseau formé par des cellules de soutien. La direction des cellules glandulaires étant oblique par rapport au plan de la coupe, ces éléments ont été coupés en travers, ce qui donne à la coupe de cette région l'aspect qui a été reproduit sur la figure. *Gl. s*, masse formée par des cellules glandulaires de la paroi des plis de la trompe.

FIG. 13 et 14. — Deux coupes transversales de l'organe nucal passant par le milieu de l'organe.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 13. — Figure d'ensemble de la coupe transversale du caroncule. Épaisseur de la coupe : 1/75 millim. Gr. 108 d.

Cette figure est destinée à montrer que les trois lobes de l'organe nucal ne sont que des plis épidermiques. On voit aussi la disposition des bandes ciliées (*Vb*), des quatre branches du nerf nucal (*Nn. s* et *Nn. i*), et la disposition des muscles nucaux (*Mn*) et circulaires (*Mc*).

Fig. 14. — Région supérieure de la moitié droite du lobe médian de l'organe nucal, fortement grossie; épaisseur de la coupe 1/100 millim. Gr. 620 d.

Cette coupe est destinée à montrer la disposition des différents éléments cellulaires à l'intérieur de la paroi caronculaire; elle permet de voir la membrane basale (*Bs*) et ses relations avec les connexions basales des cellules de soutien (*Cl. s*).

FIG. 15. — Fragment d'une coupe transversale de l'organe nucal, représentant la paroi épidermique à l'endroit où se manifeste le pli qui sépare le lobe moyen du lobe latéral gauche. Épaisseur de la coupe : 1/300 millim. Gr. 880 d.

Méthode. — Fixation à la liqueur de Flemming (solution faible) pendant quarante-huit heures, coloration à la safranine à l'alcool pendant vingt-quatre heures.

Cette figure est destinée à montrer la disposition réelle des cellules nerveuses épidermiques et des cellules de soutien, et les rapports des connexions basales (*kb*) et cuticulaires (*kc*) de ces éléments. *Cl. n. ep⁰*, cellule nerveuse épidermique sans prolongement apparent. *Cl. n. ep¹*, cellule nerveuse épidermique unipolaire. *Cl. n. ep²* bipolaire, *Cl. n. ep³*, tripolaire. *N. kc*, nerf formé par les prolongements formant la connexion cuticulaire des cellules nerveuses épidermiques; *N. kb*, nerf formé par les prolongements formant la connexion basale de ces éléments.

FIG. 16. — Fragment d'une coupe longitudinale passant par le plan sagittal médian de la caroncule et représentant des fibres musculaires obliques (*Fm. Mo*) et leur continuation, les fibres des muscles nucaux (*Fm. Mn*) traversés par les fibres des muscles circulaires (*Fm. Mc*). Épaisseur de la coupe : 1/150 millim. Gr. 880 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette figure est destinée à montrer les formations tendineuses (*Ta*) produites par le frottement du dissépinement formé par les muscles circulaires (*Fm. Mc*) sur le dissépinement formé par les muscles obliques (*Fm. Mo* et *Fm. Mn*); *nu*, noyaux des fibres musculaires.

FIG. 17. — Fragment d'une coupe longitudinale du cerveau postérieur. Épaisseur de la coupe : 1/150 millim. Gr. 880 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette figure, représentant une coupe relativement épaisse, est destinée à montrer que sur ces sortes de coupes, le réseau névroglie (*U*) paraît très régulier et à mailles complètes. On voit aussi la disposition du pigment (*pg*) et la membrane péritonéale (*Cl. pr.*) formant l'enveloppe la plus externe du cerveau. *Cl. n. g'*, cellule nerveuse ganglionnaire commençant à être envahie par le pigment.

PLANCHE III

EUPHROSYNE AUDOUINI (*suite*).

FIG. 18 à 20. — Fragments de coupes transversales de la paroi de l'organe nucal. Épaisseur des coupes : 1/300 millim. Gr. 880 d.

Méthode (v. fig. 15).

Fig. 18. — Région médiane de la paroi épidermique prise dans la moitié supérieure du lobe médian, intéressante par la forme et le nombre des cellules nerveuses épidermiques. Elle montre le corps cellulaire très étiré des cellules de soutien (*Cl. s.*). Les deux flèches (*Cu* et *Bs*) indiquent la direction de ces parties filamenteuses par rapport à la cuticule et à la basale. Cette coupe montre aussi les différentes formes des cellules nerveuses épidermiques et la direction de leurs prolongements dont le sens est indiqué par les deux flèches, l'une (*Vb*) indiquant la direction des bandes ciliées, l'autre (*Nn. s.*), la direction de la branche supérieure du nerf nucal. Mêmes lettres que pour la fig. 15. *Cl. n. ep^x*, grandes cellules nerveuses épidermiques à plasma très granuleux.

Fig. 19. — Ce fragment de coupe provient aussi du lobe médian, mais est pris dans la région externe de la paroi épidermique, dans celle qui touche à la cuticule.

Il montre que la connexion cuticulaire (*kc*) des cellules nerveuses épidermiques, pénètre entre les cellules de soutien (*Cl.s*) et arrive nécessairement jusqu'à la cuticule (*Cu*).

Fig. 20. — Paroi de l'organe nucal à l'endroit des bandes vibratiles. Cette figure est destinée à montrer les rapports et la forme des cellules ciliées (*Cl. v*).

Fig. 21. — Fragment de coupe longitudinale passant par le plan sagittal médian du lobe moyen de la caroncule et montrant la disposition du tissu musculaire nucal. — Epaisseur de la coupe 1/150 millim. Gr. 440 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette figure montre la forme et la disposition des fibres musculaires (*Fm. Mn*) du dissépiement formé par les muscles nucaux. Elle montre aussi la manière dont les filaments terminaux s'insèrent sur la basale (*Bs*). La paroi épidermique qui vient au-dessus de la basale, n'a été que partiellement représentée par les régions basales des cellules. Comme la coupe est sagittale médiane, elle a intéressé la région des glandes nucales, aussi peut-on voir les bases des cellules glandulaires (*Gl. n*) entre les bases des cellules de soutien (*Cl. s*). *nu. gl.*, noyaux des cellules glandulaires. *Fm. Mn'*, grande cellule musculaire pourvue de plusieurs filaments terminaux.

SPINTHER MINIACEUS Grube.

Fig. 22. — Extrémité antérieure d'un adulte, dessinée sur le vivant. Gr. 15 d.

I à *IV* les quatre premiers segments somatiques. *La. d.*, lame parapodiale dorsale. *Ai* appendice impair dorsal.

Fig. 23. — Extrémité antérieure du même, vue par sa face ventrale et dessinée sur vivant. Gr. 15 d.

I à *III* les trois premiers segments somatiques. *La. d.*, lame parapodiale dorsale.

Fig. 24. — Coupe longitudinale passant par le plan sagittal médian de l'extrémité antérieure d'un adulte. Epaisseur de la coupe 1/75 millim. Gr. 74 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe est destinée à montrer les rapports de l'encéphale (*C*), du vestibule buccal et de la trompe (*Tr*). Elle montre aussi la disposition des mouchets vibratiles (*Vf*), sur la face dorsale de l'extrémité antérieure. *Mtr.* muscles de la trompe. *I.* intestin.

Fig. 25. — Coupe transversale de l'extrémité antérieure passant au niveau des yeux postérieurs. Epaisseur de la coupe 1/75 millim. Gr. 74 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe est destinée à montrer la structure de l'appendice (*Ai*) qui correspond dans sa partie distale à l'antenne impaire des *Eurythoe*, et dans sa partie proximale à la région de l'aire sincipitale comprise entre les quatre yeux de cette dernière. *Fs. Mo*, faisceau de muscles obliques qui pénètrent dans la cavité de cette pseudo-antenne pour le diviser en fibrilles (*Fm. Mo*) constituant le soi-disant tissu conjonctif des auteurs. *Cntf.* origine des connectifs. *I*, paroi supérieure du vestibule buccal. *Tr.* trompe.

Fig. 26. — Fragment d'une coupe longitudinale de l'extrémité antérieure passant par un mouchet vibratile. Epaisseur de la coupe 1/150 millim. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette figure est destinée à montrer la forme et la disposition des cellules vibratiles (*Cl. v*) et des cellules de soutien (*Cl. s*).

CHRYSOPETALUM DEBILE Grube

FIG. 27. — Extrémité antérieure d'un adulte vue par sa face dorsale. Les palées ont été enlevées pour rendre plus claire cette figure, dessinée d'après le vivant. Gr. 108 d.

I à *V*, les cinq premiers segments somatiques. *T*¹ et *T*³, les cirrhes tentaculaires dorsaux, *T*² et *T*⁴ les cirrhes tentaculaires ventraux des deux premiers segments somatiques. *Vb*, bande vibratile équatoriale de l'organe nuchal. *Vb'*, bande vibratile coupant transversalement le lobe céphalique.

PLANCHE IV

CHRYSOPETALUM DEBILE (suite).

FIG. 28. — Extrémité antérieure d'un adulte, vue par sa face ventrale et dessinée sur le vivant. Gr. 108 d.

Mêmes lettres que pour la fig. 27 : *Q*, sorte de lèvre appartenant au cinquième segment et recouvrant la bouche.

FIG. 29 et 30. — Deux coupes longitudinales du lobe céphalique d'un adulte, non consécutives, mais provenant de la même série. Épaisseur des coupes : 1/100 millim. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 29. — Coupe passant par le palpe (*P*), l'antenne externe (*Ae*), les yeux antérieurs (*Oe.a*) et postérieurs (*Oe.p*), intéressant aussi un des hémisphères de l'organe nuchal (*Org.N*). Cette coupe montre nettement la position du ganglion palpaire (*GP*) et du ganglion antennaire (*GA*).

Fig. 30. — Coupe passant par le plan sagittal médian de la lèvre (*Q*), de l'antenne impaire (*Ai*) et de l'organe nuchal (*Org.N*). On voit bien sur cette figure que l'organe nuchal n'est qu'une évagination de l'épiderme et que la cavité générale céphalique communique avec la cavité de l'organe par l'intermédiaire de son pédoncule.

FIG. 31. — Coupe horizontale de l'extrémité antérieure d'un adulte. Épaisseur de la coupe : 1/150 millim. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe passe entre les palpes et les antennes externes au niveau du ganglion palpaire (*GP*). Elle intéresse les deux parapodes du troisième segment (*Prd*). *s*, soie.

FIG. 32. — Coupe transversale du lobe céphalique d'un adulte. Épaisseur de la coupe : 1/100 millim. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe passe dans le plan de la bande ciliée équatoriale (*V*) de l'organe nucal. Elle montre le parcours du nerf nucal (*Nn*) et sa pénétration dans le cerveau par le pédoncule de l'organe nucal.

FIG. 33. — Coupe sagittale médiane de l'organe nucal, vu à un fort grossissement. Épaisseur de la coupe : 150 millim. Gr. 80 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette figure est destinée à montrer la disposition des éléments glandulaires (*Cl. gl*) et des éléments vibratiles (*Cl. v*) dans la paroi de la caroncule. *Cl. v'*, coupe transversale et oblique de cellules vibratiles à différents niveaux. Ces cellules, qui sont rangées suivant le plan équatorial à leur extrémité cuticulaire, remplissent par leur extrémité basale tout l'espace coelomique laissé libre par les autres éléments.

On conçoit donc comment une coupe perpendiculaire au plan équatorial a l'aspect représenté dans la figure.

FIG. 34. — Fragments de coupes transversales de l'organe nucal. Épaisseur de la coupe : 1/300 millim. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 15).

A. Fragment d'une coupe passant dans la bande équatoriale vibratile. Cette figure montre l'aspect des cellules ciliées (*Cl. v*) et la position des corps fortement colorés (*h*), dont toutes les cellules complètes sont pourvues.

B. Coupe transversale de trois cellules glandulaires de la caroncule, montrant des balles de mucus (*N*) très ressemblantes aux corpuscules fortement colorés (*h*) de la figure A.

C. Coupe transversale d'une cellule ciliée dans la région du corpuscule coloré (*h*)

NEREIS DUMERILLI Aud. et Edw.

FIG. 35 et 36. — Deux coupes longitudinales du lobe céphalique d'un jeune, non consécutives, mais appartenant à la même série. Épaisseur de la coupe : 1/100 millim. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 35. — Cette coupe passe obliquement à travers la base du palpe (*P*), normalement à travers les ganglions et vésicules optiques antérieurs (*Oe. a.*) et postérieurs (*Oe. p.*) et obliquement par l'organe nucal (*Org. N*). *Cl. Gl*, cellules glandulaires formant des amas dans la base du palpe. *v*, pli formé par le bord antérieur dorsal du premier segment, protégeant l'organe nucal lorsque le lobe céphalique est rétracté.

Fig. 36. — Cette coupe intéresse la base du palpe (*P*) l'antenne externe (*Ae*), l'œil postérieur (*Oe. p.*) et passe à peu près au milieu de l'organe nucal (*Org. N*). Elle montre la disposition du ganglion palpaire (*GP*) et antennaire (*GA*), et les connexions de l'organe nucal (*Org. N*) avec le cerveau postérieur (*Cp*). *G. oe. a.*, cellules du ganglion optique antérieur se fusionnant avec les cellules du cerveau moyen (*Cm*).

FIG. 37 et 38. — Deux moitiés de coupes horizontales du lobe céphalique d'un

jeune non consécutives mais appartenant à la même série. — Epaisseur de la coupe 1/1000 millim. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 37. — Cette coupe passe par l'œil antérieur (*Oe. a*) et par la région inférieure de l'organe nucal (*OrgN*). Elle intéresse la région médiane de l'encéphale, et montre l'origine et le parcours du nerf antennaire (*Nae*). *Mo'* muscles obliques coupés en travers.

Fig. 38. — Cette coupe passe plus bas, à travers la base des antennes (*Ae*). Elle montre la disposition du ganglion palpaire (*G P*) et des fibres qui en partent pour former du côté antérieur le nerf palpaire (*Np*). On peut voir aussi le parcours extra-cérébral du nerf antennaire (*Nae*) et l'amas des cellules glandulaire (*Gl. ep*) situé entre les bases des antennes.

Fig. 39. — Moitié d'une coupe transversale du lobe céphalique d'un adulte. Epaisseur de la coupe 1/100 millim. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe passe en avant des yeux. Elle montre les rapports du ganglion palpaire (*GP.*), du ganglion antennaire (*G.A.*) et du nerf antennaire (*Nae*). On voit aussi la séparation profonde des deux moitiés de l'encéphale à ce niveau et le parcours d'un tractus musculaire (*M*).

PLANCHE V

CLYMENE LOMBRICOIDES M. Edw.

Fig. 40. — Extrémité antérieure d'un adulte vue de profil et dessinée sur le vivant. Gr. 8,8 d.

b. Plq. bord de la plaque céphalique. *I* à *III*, les trois premiers segments du corps.

Fig. 41. — Plaque céphalique du même et vue d'en haut, dessinée sur le vivant Gr. 8,8 d.

S. OrgN, sillon de l'organe nucal; *cr. OrgN*, crête médiane séparant les deux sillons de l'organe nucal.

Fig. 42 à 44. — Trois coupes du lobe céphalique vues à un faible grossissement Epaisseur de la coupe 150 millim. Gr. 15 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 42. — Coupe transversale passant par l'extrémité antérieure des sillons nuxaux (*S. OrgN*). A cet endroit la crête de l'organe nucal (*cr. OrgN*) est séparée en deux par un sillon profond. On voit la position de l'encéphale (*C*), et du nerf nucal (*Nn*) qui en part.

Fig. 43. — Coupe longitudinale passant dans le plan d'un des sillons de l'organe nucal. Cette coupe montre l'aspect de l'encéphale (*C*), le très gros nerf nucal qui en part (*Nn*) et qui suit le sillon nucal dans toute sa longueur. *I*, pli formé par les parois de la trompe invaginée.

Fig. 44. — Cette coupe horizontale passe en dessous de l'origine des nerfs

nucaux et en dessous de l'organe nucal à travers le palpode (*P*). Elle montre l'origine des connectifs (*Cntf*), la position de l'encéphale (*C*) et celle des nerfs palpaux (*Np*). *D*, cavité générale du palpode; *I*, prolongement dorsal du vestibule buccal. *Vs*, vaisseau.

FIG. 45. — Coupe transversale de la plaque céphalique, passant dans la moitié postérieure des sillons nucaux. Epaisseur de la coupe 1/100 millim. Gr. 74 d.

Méthode (v. fig. 25).

Cette coupe est destinée à montrer les dispositions des sillons et de la crête (*cr. OrgN*) de l'organe nucal, ainsi que la disposition respective des éléments glandulaires (*Cl. gl.*), sensitifs (*Cl. v.*), nerveux (*Cl. n. ep.*) et de soutien dans la paroi épidermique (*Ep*) qui forme l'organe nucal. *pg*, pigment apporté par les cellules migratrices. *M* et *M'*, muscles coupés dans divers sens.

FIG. 46. — Coupe transversale du fond du sillon de l'organe nucal. Epaisseur de la coupe 1/300 millim. Gr. 290 d.

Méthode. — Fixation à l'acide osmique à 1/100 pendant 24 heures. Coloration à la safranine à l'alcool pendant 48 heures.

Cette coupe est destinée à montrer les relations des divers éléments qui entrent dans la composition de la paroi épidermique formant le fond du sillon nucal. *Cl. n. ep.*, cellules nerveuses épidermiques situées entre les cellules vibratiles (*Cl. v*) pourvues de leur connexion cuticulaire (*kc*) et basale (*hb*). *Cl. n. ep'*, cellules nerveuses épidermiques très peu développées entre les cellules de soutien (*Cl. s*). *Nn*, l'une des branches du nerf nucal.

FIG. 47. — Fragment de coupe transversale du bord de la plaque céphalique. Epaisseur de la coupe 1/300 millim. Gr. 290 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe montre la disposition des éléments cellulaires dans les deux feuillets épidermiques qui forment le bord de la plaque céphalique, en même temps que la structure du tissu intermédiaire (*M*) séparant les deux feuillets et dont la nature musculaire est bien nette. *Alv.*, alvéole vide, produit par l'évacuation du contenu des cellules glandulaires.

CLYMENE OEBSTEDI Grube.

FIG. 48. — Coupe longitudinale médiane du lobe céphalique. Epaisseur de la coupe 1/300 millim. Gr. 290 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette coupe montre la communication intime des éléments du cerveau avec les éléments épidermiques et fait bien voir le passage des cellules nerveuses épidermiques (*Cl. n. ep*) aux cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl. n. g*). Le péritoine (*Per.*) et la membrane basale (*Bs*) limitent du côté de la cavité générale aussi bien l'épiderme que l'encéphale (*C*). *Oe*, ocelle.

FIG. 49. — Fragments d'une coupe longitudinale passant un peu en dehors de l'endroit où le nerf nucal se fusionne avec la substance ponctuée de l'encéphale. Epaisseur de la coupe 1/300 millim. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette coupe montre aussi l'union intime des éléments de l'encéphale avec les éléments de l'épiderme, comme aussi la disposition des cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl. n. g.*). On voit que l'encéphale comme le nerf (*Nn*) est en dedans de la basale (*Bs*) et l'on peut observer la différence d'aspect de la substance ponctuée (*Sbp*) dans l'encéphale et dans le nerf nuel (*Nn*). *D. Lc*, cavité générale du lobe céphalique. *U*, névroglie.

LEIOCEPHALUS LEIOPYGOS Grube.

FIG. 50. — Extrémité antérieure d'un adulte vue par la face dorsale, avec la distribution du pigment qui donne sa couleur à l'animal, dessinée sur le vivant. Gr. 15 d.

I et *II*, les deux premiers segments du corps.

FIG. 51. — Coupe transversale de l'extrémité antérieure passant dans la moitié postérieure des sillons nucaux. Epaisseur de la coupe 1/150 millim. Gr. 74 d.

Méthode. — Fixation à la liqueur de Flemming (solution faible), 24 heures; coloration au Hemalaun.

Cette coupe montre la forme du sillon (*S. OrgN*) et de la crête (*cr. OrgN*) de l'organe nuel, la distribution des éléments dans la paroi qui le constitue et la situation des différents faisceaux du nerf nuel (*Nn*). *Oe*, ocelle. *pg.*, pigment situé dans la région des cellules vibratiles.

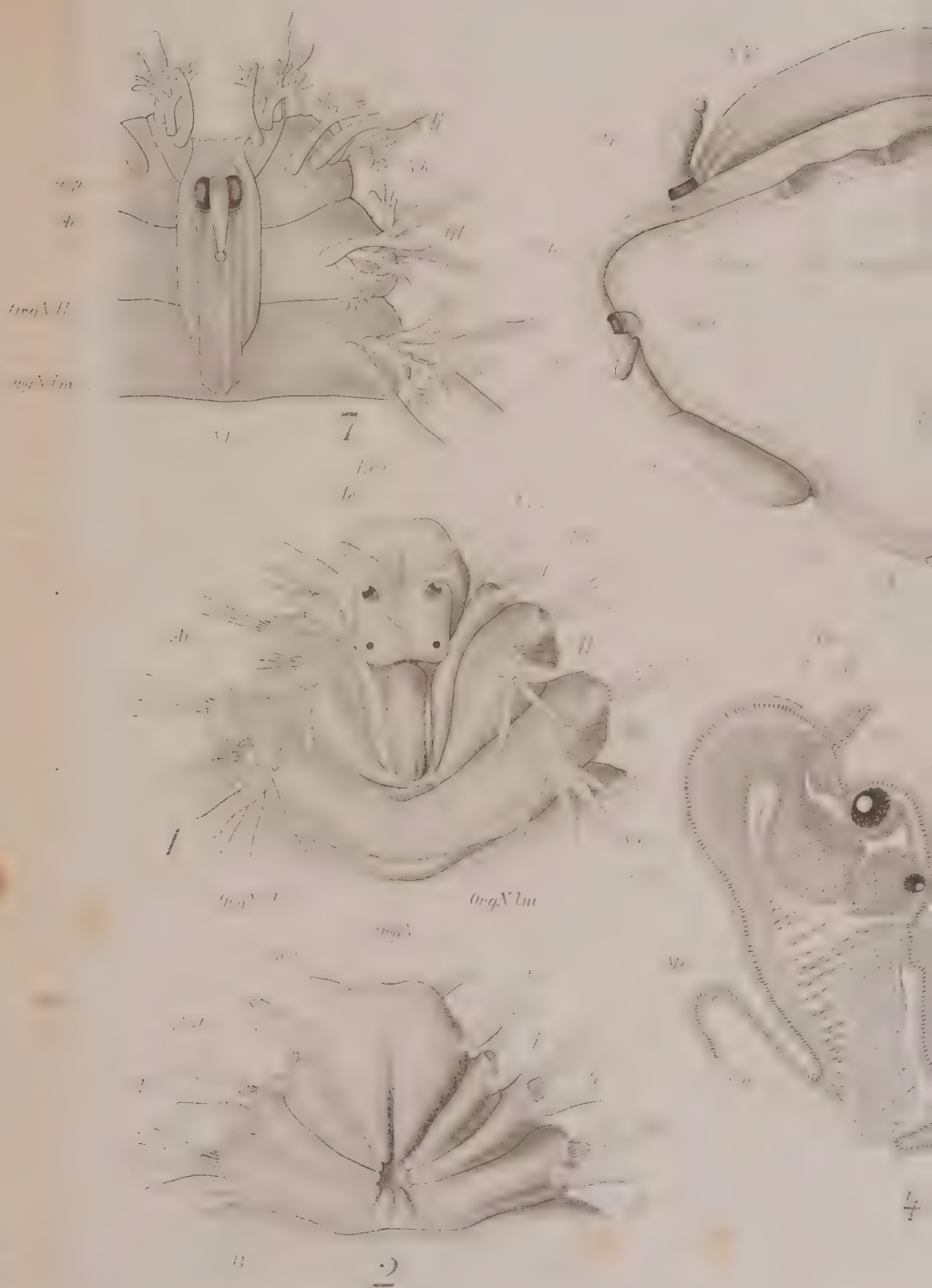
PETALOPROCTUS SPATHULATUS Grube.

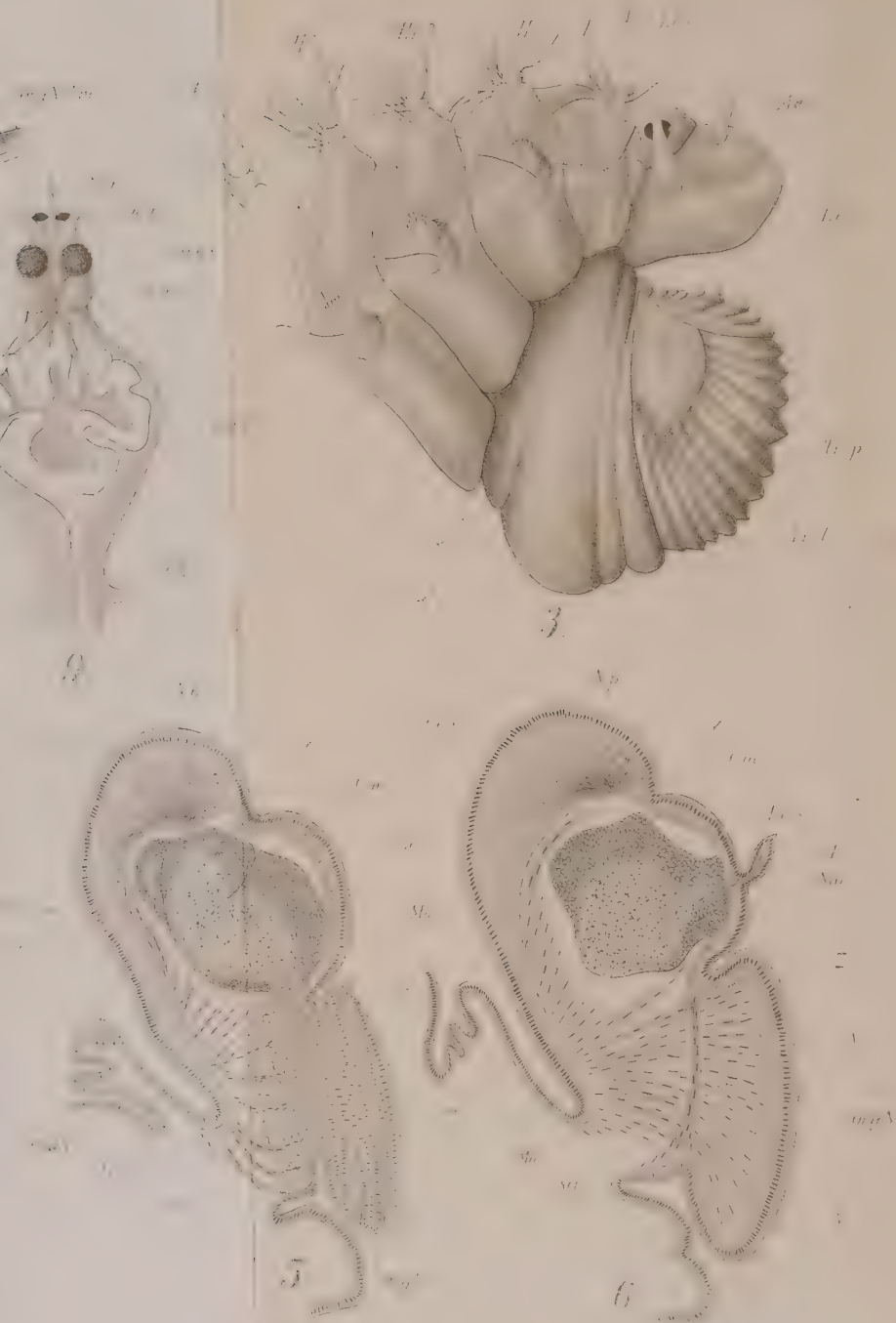
FIG. 52. — Extrémité antérieure d'un individu adulte, vue de profil, avec la distribution du pigment qui colore l'animal, dessinée sur le vivant. Gr. 10,6 d.

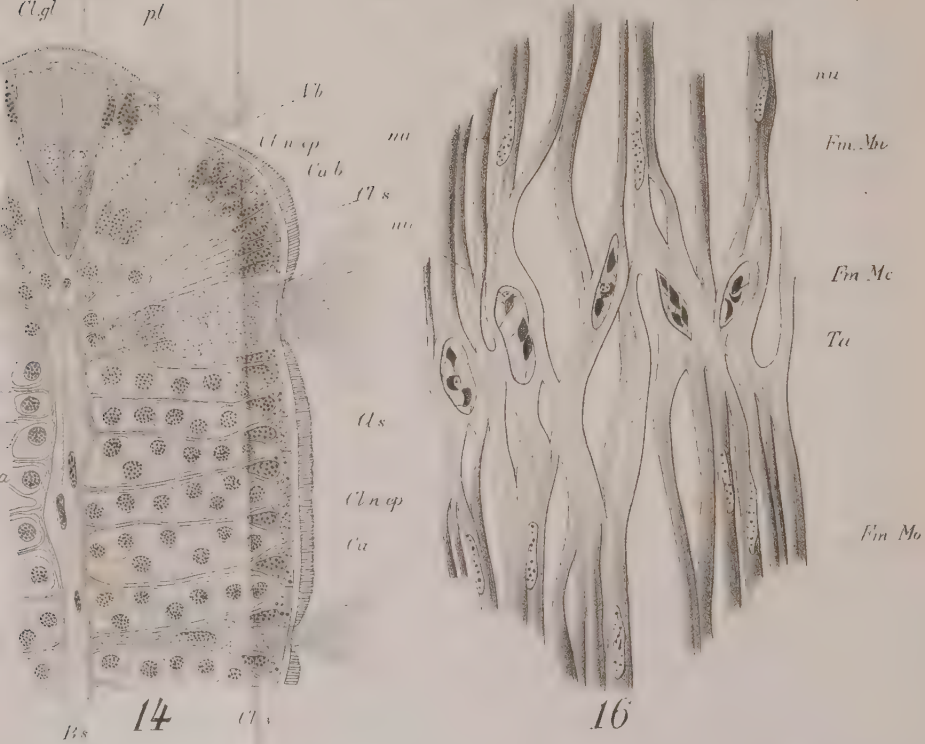
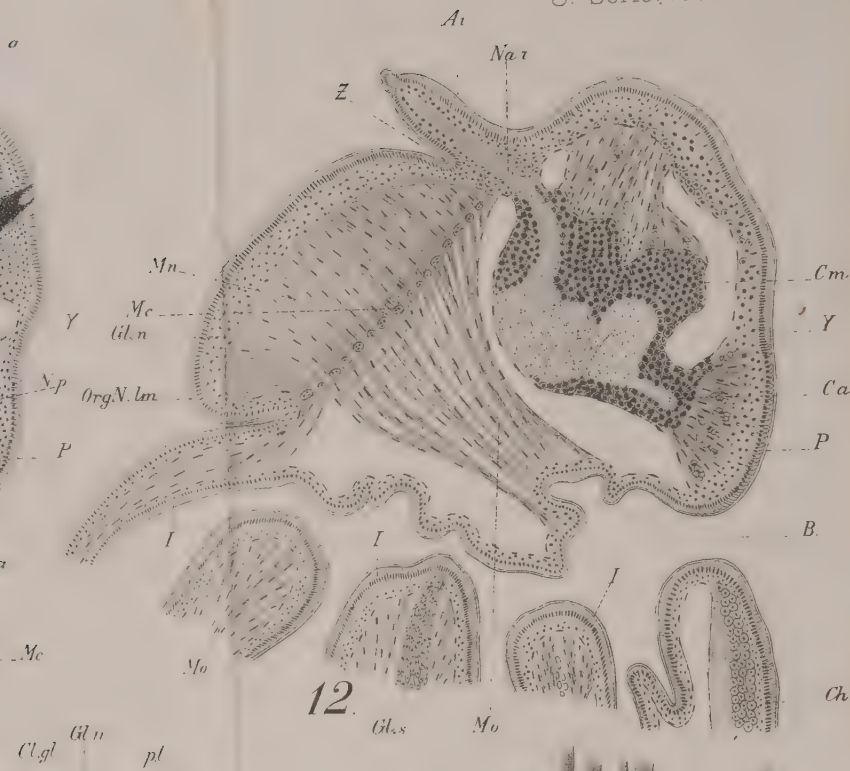
I et *II*, les deux premiers segments du corps. *J*, sorte de crête élevée qui parcourt la ligne médiane dorsale du premier segment.

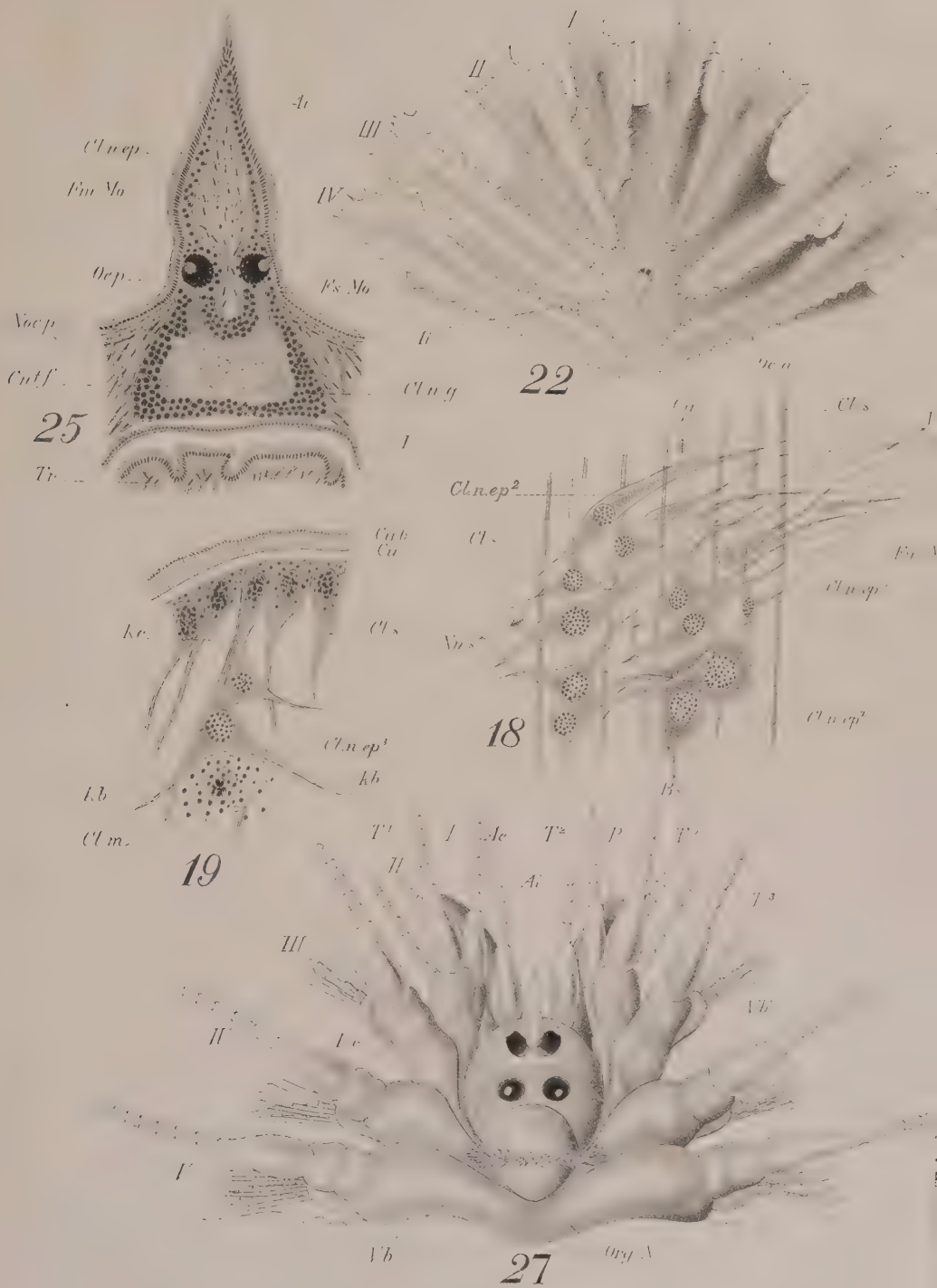
FIG. 53. — Extrémité antérieure du même vue par sa face dorsale. Gr. 10,6 d.

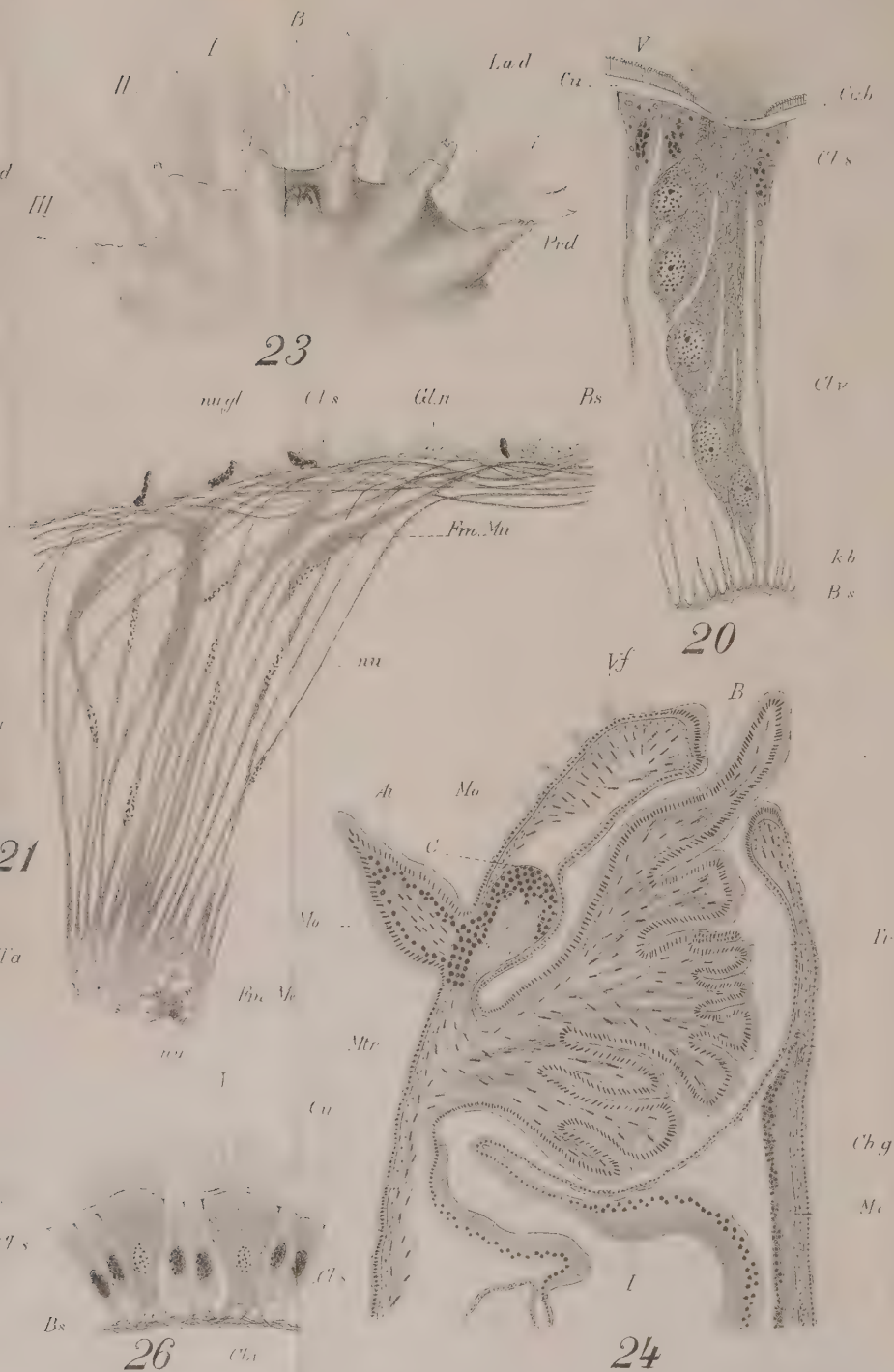
I à *III*, les trois premiers segments du corps. *J*, voir la figure précédente.



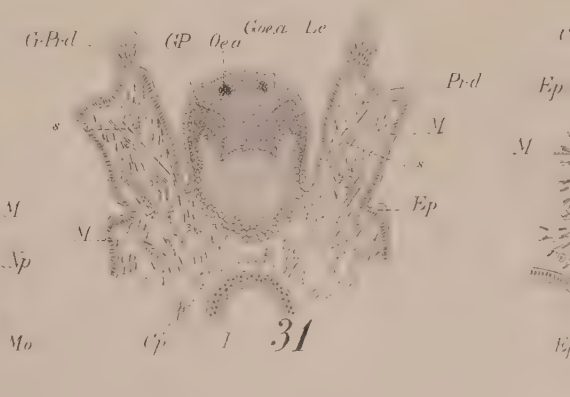
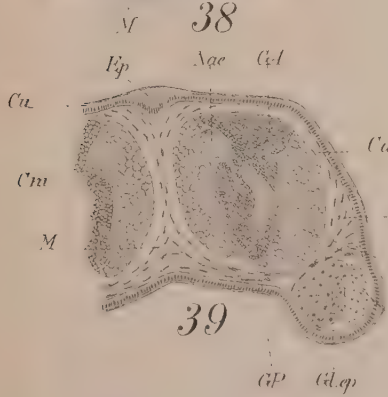
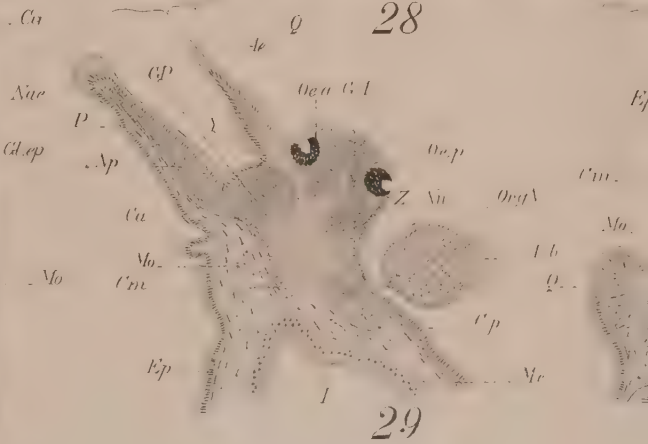
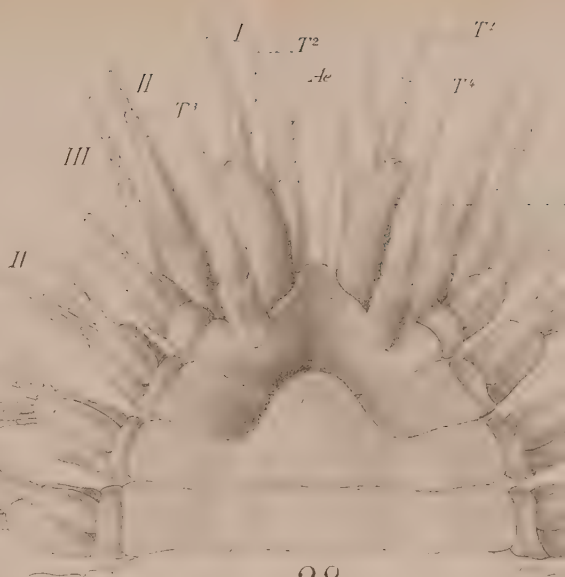
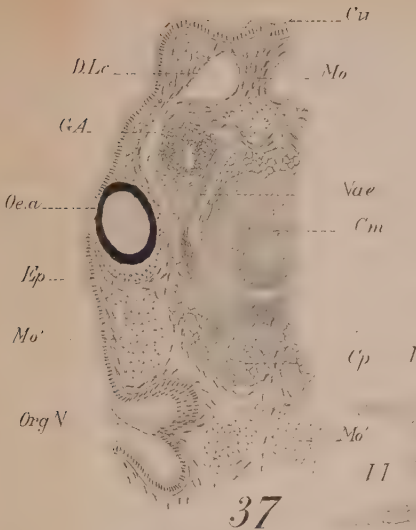


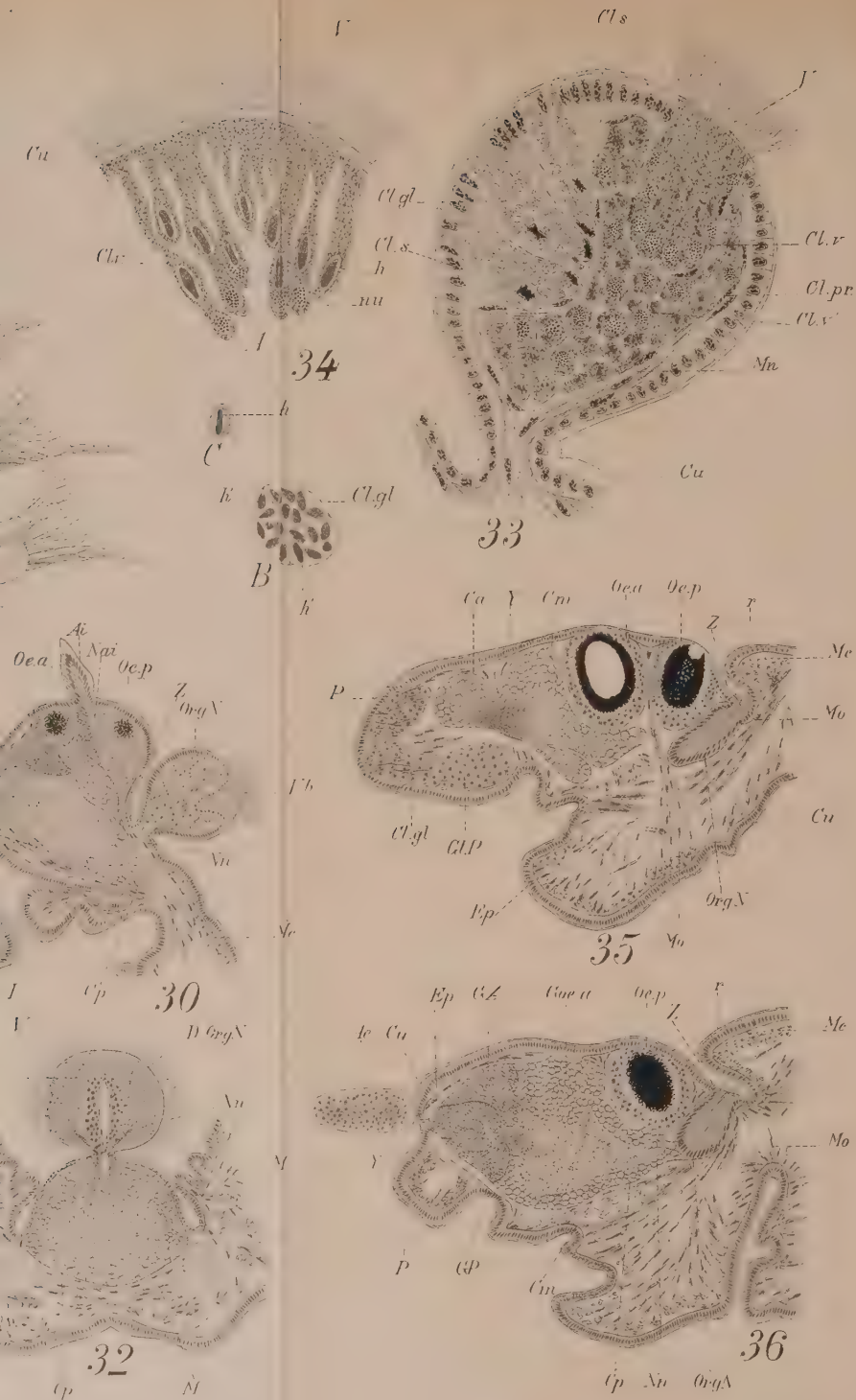


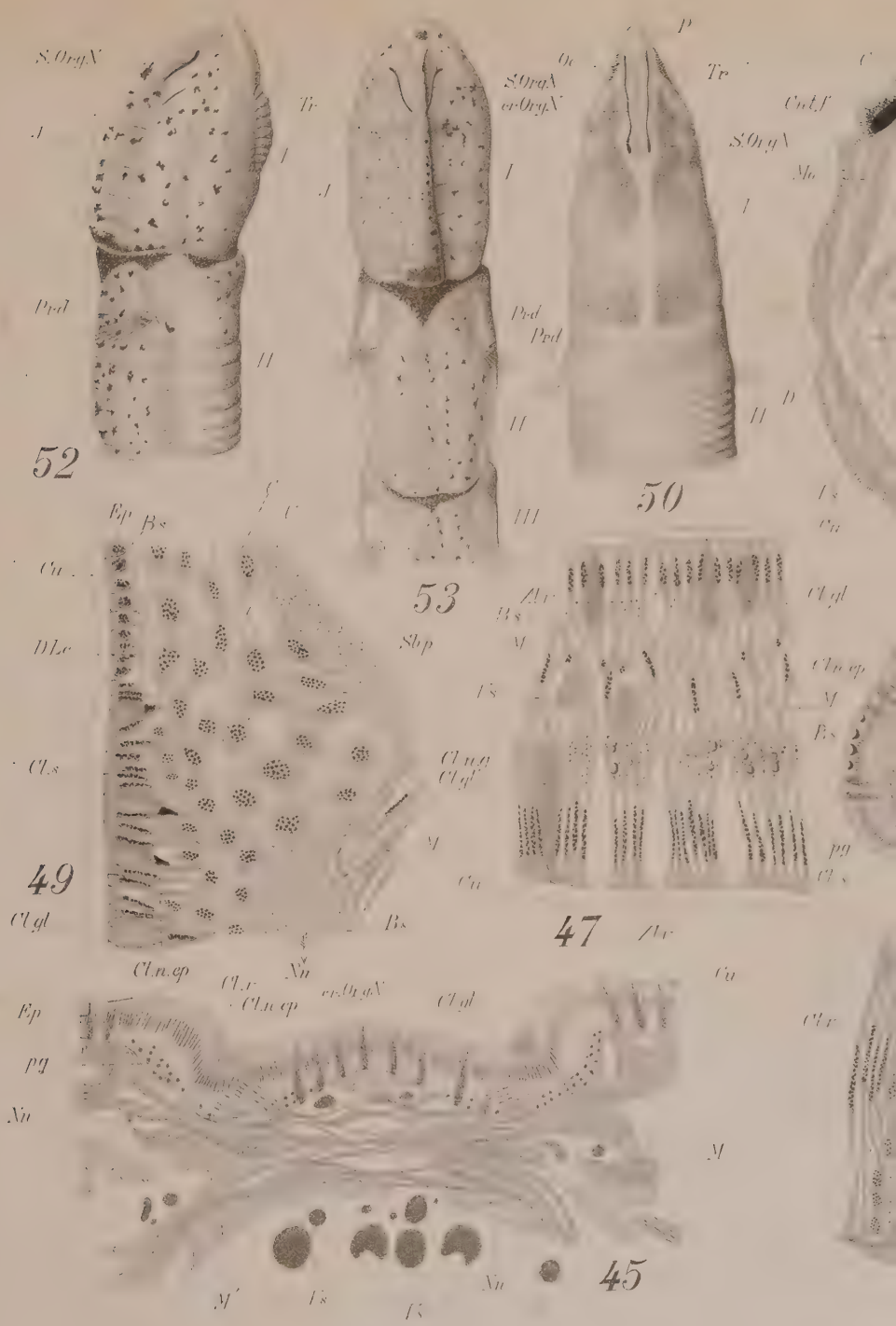


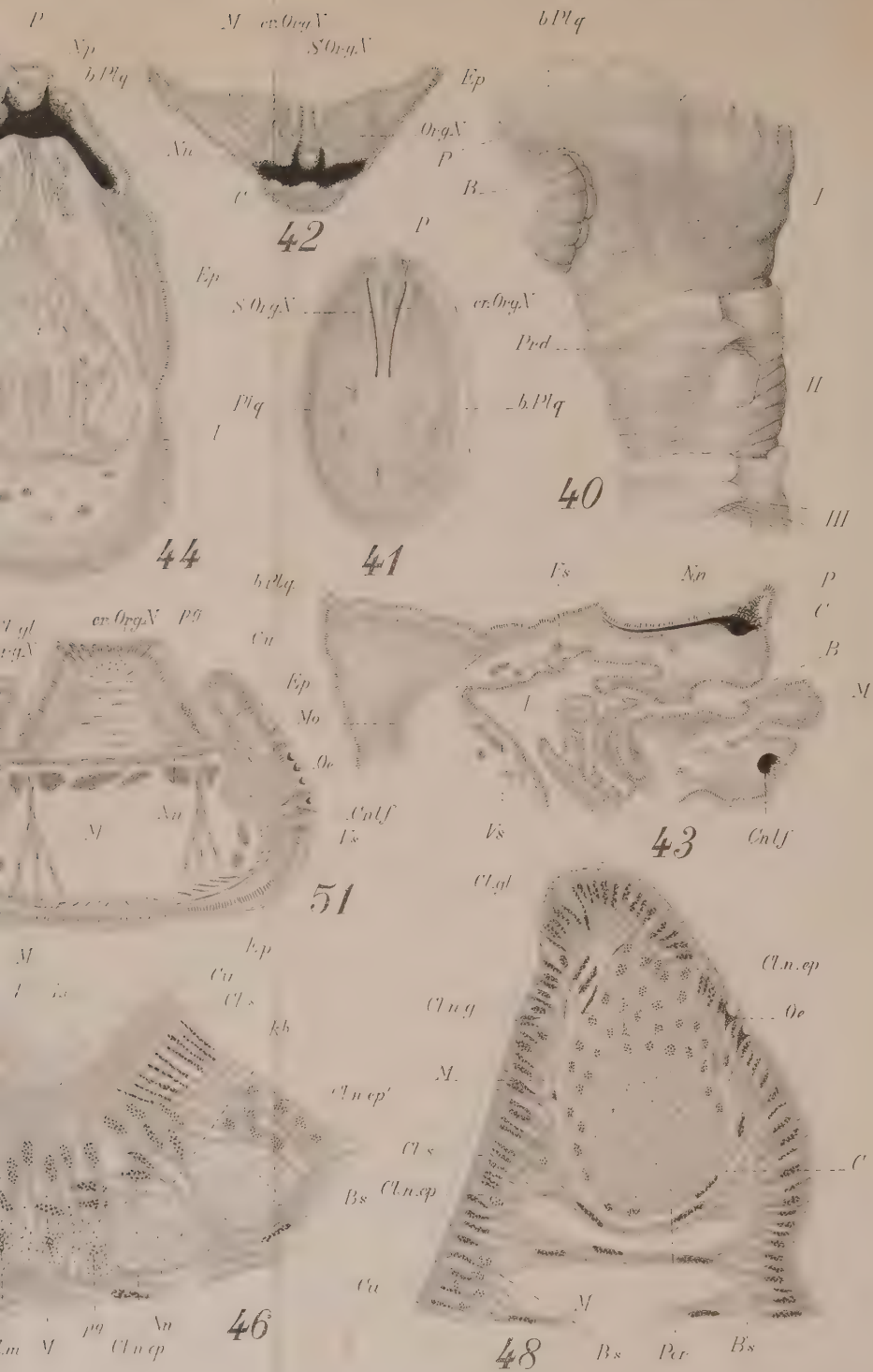


J.L. Goffart, lith. Bruxelles.









SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — Les Hépatiques.

GÉOLOGIE. — Le plateau central depuis sa formation
à l'état d'aire anticlinale.

Vu et approuvé :

Paris, le 8 février 1896.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES.

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 8 février 1896.

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS.

GRÉARD.

